This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

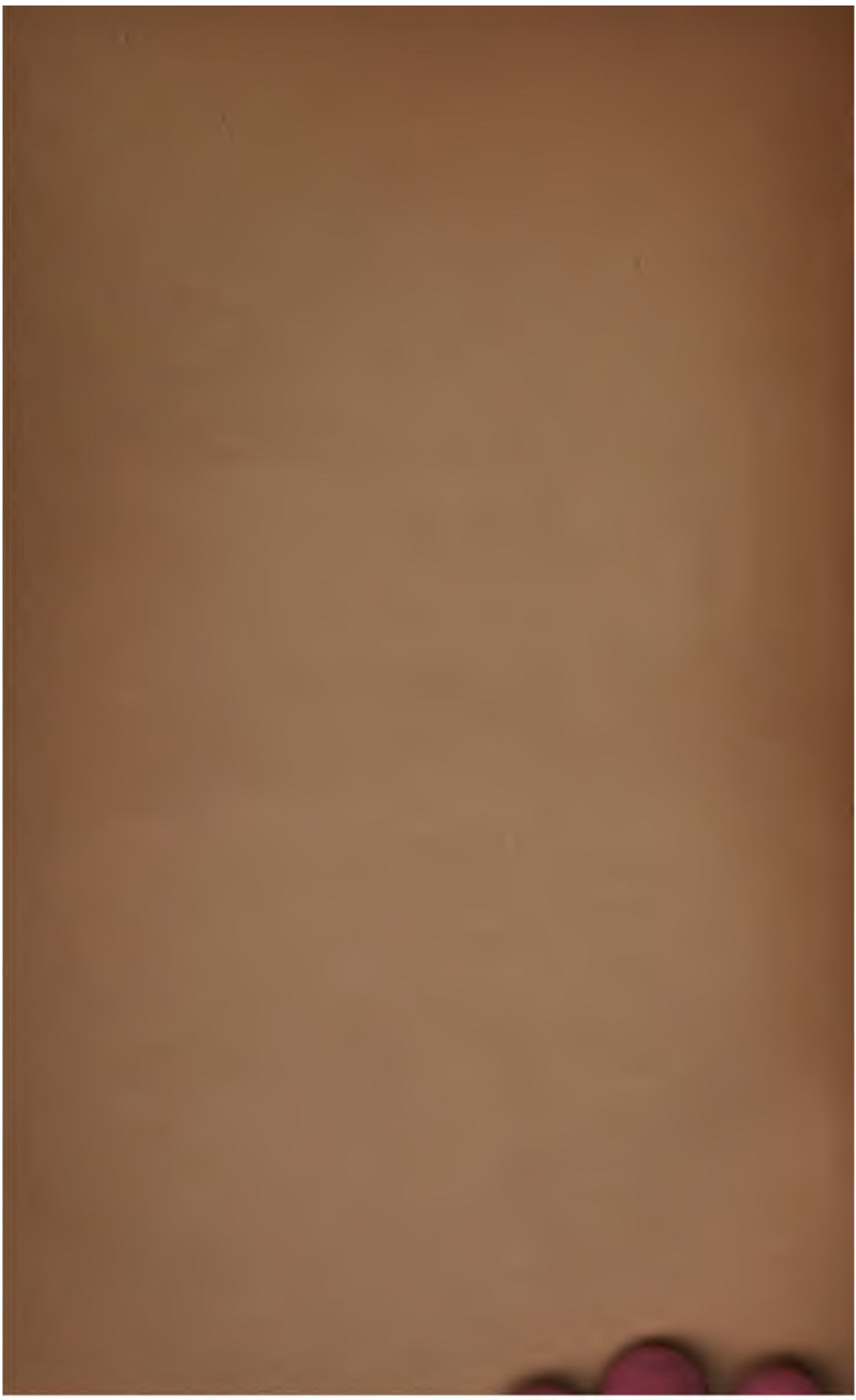
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

LANE
MEDICAL LIBRARY
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
1885
Dr. Barkan-Hirschfelder

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR DRIVE
PALO ALTO, CALIF.



SEINEM FREUNDE UND COLLEGEN

W. WALDEYER.

DIE

ZELLE UND DIE GEWEBE.

GRUNDZÜGE

DER

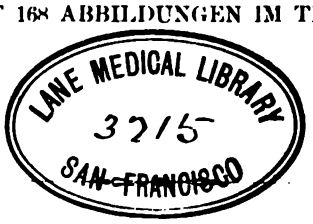
ALLGEMEINEN ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

VON

PROFESSOR DR. OSCAR HERTWIG,

DIREKTOR DES II. ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

MIT 168 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1893.

LANE LIBRARY

D 581
H 575
1893-1898

Vorwort.

„Jedes lebende Wesen muss als ein Mikrokosmus betrachtet werden, als ein kleines Universum, das aus einer Menge sich selbst fortpflanzender Organismen gebildet wird, welche unbegreiflich klein und so zahlreich sind, als die Sterne am Himmel."
Darwin. Das Variiren der Thiere und Pflanzen.

Wer die zahlreichen Lehrbücher der Histologie überblickt, wird finden, dass in ihnen viele Fragen, die in der wissenschaftlichen Forschung sich eines lebhaften Interesses erfreuen, kaum berührt werden, und dass manche Wissensgebiete, die mit der Histologie auf das engste zusammenhängen, von der lehrbuchmässigen Darstellung mehr oder minder ausgeschlossen sind. Der Leser erfährt, wie die Zelle und die aus ihr hervorgehenden Gewebe unter dem Mikroskop je nach den verschiedenen Präparationsmethoden aussehen, aber er erfährt sehr wenig von den Lebenseigenschaften der Zelle, von den wunderbaren Kräften, welche in dem kleinen Zellorganismus schlummern und sich dem Forscher in so mannichfacher Weise bald an diesem, bald an jenem Untersuchungsobject in den Phänomenen der Protoplasmabewegung, der Reizbarkeit, des Stoffwechsels und der Zeugung offenbaren. Wer sich in dieser Richtung augenblicklich eine dem Stand der Wissenschaft entsprechende Vorstellung von dem Wesen des Zellorganismus verschaffen will, muss die Fachliteratur studiren.

Die Ursache hierfür ist leicht zu entdecken; sie ist hauptsächlich in der Trennung eines früher einheitlichen Lehrfaches in die Fächer der menschlichen Anatomie und Physiologie zu suchen. Die Scheidung der Lehrgebiete hat sich bis auf die Zelle ausgedehnt, nur ist sie hier, wie mir scheint, weniger angebracht. Denn die Trennung, welche für das Studium des menschlichen Körpers in vieler Hinsicht ein Förderniss und eine Nothwendigkeit ist trotz mancher Nachtheile, die sie naturgemäss auch mit sich bringt, ist für das Studium der Zelle nicht durchführbar

und hat in Wirklichkeit nur dazu geführt, dass neben der Anatomie die Physiologie der Zelle, zwar nicht als Wissenschaft, aber doch als Lehrgegenstand, stiefmütterlich behandelt worden ist, und dass Vieles von dem Besten, was Forscherfleiss zu Tage gefördert hat, nicht in entsprechender Weise durch die Lehre weiter fruchtbar gemacht wird.

Mit dem vorliegenden Buch habe ich das gewohnte Geleise verlassen, und um dies äusserlich auch anzuzeigen, zu dem Haupttitel, „die Zelle und die Gewebe," noch den zweiten Titel „Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie" hinzugefügt.

Wie von meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, kann ich auch von dieser Arbeit sagen, dass sie in enger Fühlung mit meiner akademischen Lehrthätigkeit entstanden ist. Der Inhalt des jetzt erscheinenden ersten Buches, in welchem ich ein zusammenfassendes Bild von dem Bau und dem Leben der Zelle zu entwerfen versuche, hat zum grossen Theil auch den Gegenstand für zwei öffentliche Vorlesungen abgegeben, welche ich seit vier Jahren an der Berliner Universität unter dem Titel: „die Zelle und ihr Leben" und „Theorie der Zeugung und Vererbung" gehalten habe.

Zu dem Antrieb, die oft mündlich von mir vorgetragenen Anschauungen auch im Druck einem weiteren Leserkreis mitzutheilen, gesellte sich als zweiter Antrieb noch der Wunsch, zugleich eine zusammenfassende Darstellung für eigene Untersuchungen zu finden, die theils in verschiedenen Zeitschriften zerstreut, theils in den mit meinem Bruder gemeinsam herausgegebenen sechs Heften, „zur Morphologie und Physiologie der Zelle", erschienen sind.

Endlich habe ich noch ein drittes Moment hervorzuheben, welches mich bei der Abfassung geleitet hat. Die Grundzüge der „allgemeinen Anatomie und Physiologie" bilden eine Ergänzung und ein Seitenstück zu meinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere". In demselben habe ich die Gesetze darzustellen versucht, welche die thierische Formbildung beherrschen, die Gesetze, nach denen sich das Zellmaterial, welches durch fortgesetzte Theilung aus der befruchteten Eizelle entsteht, durch ungleichmässiges Wachsthum, durch complicirte Faltenbildung und Einstülpung in Keimblätter und schliesslich in die einzelnen Organe sondert.

Neben der Massenvertheilung und Anordnung des Zellmateriales oder neben der morphologischen Differenzirung spielt sich nun aber im Entwicklungsleben noch eine zweite Reihe von Processen ab, welche man als die histologische Differenzirung zusammenfassen kann. Durch letztere wird das schon morphologisch gesonderte Zellmaterial überhaupt erst in den Stand gesetzt, die verschiedenen Arbeitsleistungen zu verrichten, in welche sich der Lebensprocess des fertig entwickelten Gesammtorganismus zerlegen lässt.

Im „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ konnte auf die zweite, mehr physiologische Seite des Entwicklungsprocesses aus Zweckmässigkeitsgründen nicht näher eingegangen werden. Insofern bildet die Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe, wie ich oben sagte, eine nothwendige Ergänzung und ein Seitenstück zu ihm. Dies wird dem Leser schon in dem ersten hier vorliegenden Theil des Lehrbuchs, welcher allein die Zelle zum Gegenstand hat, bemerkbar werden. Denn nicht nur findet sich im siebenten Capitel eine ausführliche Darstellung der Anatomie und Physiologie der Zeugung, welche in letzter Instanz, wie des Näheren ausgeführt ist, „ein reines Zellenphänomen“ ist; sondern es handelt auch noch am Schluss das neunte Capitel, betitelt „die Zelle als Anlage eines Organismus“, ausführlich von den älteren und neueren Vererbungstheorieen.

Noch mehr aber wird der zweite Theil des Buches, welcher die Lehre von den Geweben umfasst und etwa den gleichen Umfang wie der erste Theil erreichen wird, eine Ergänzung zur „Entwicklungsgeschichte“ bilden. Denn es wird in ihm neben der Beschreibung der Gewebe ein besonderes Gewicht auf ihre Entstehung oder Histogenese und auf die physiologischen Ursachen der Gewebebildung gelegt werden; damit wird auch die zweite Seite des Entwicklungsprocesses, die histologische Differenzirung, ihre Darstellung finden.

Wissenschaftliche Gesichtspunkte sind es in erster Linie gewesen, welche mich bei der Darstellung, die ich, so weit es möglich ist, zu einer gemeinverständlichen zu machen bemüht war, überall geleitet haben. Das wenigstens nach besten Kräften angestrebte Ziel war mir, den wissenschaftlichen Standpunkt zu fixiren, welchen die Lehre von der Zelle und den Geweben augenblicklich einnimmt.

Für wichtigere Theorieen habe ich ein Bild von ihrem historischen Entwicklungsgang zu entwerfen versucht; in schwebenden Streitfragen habe ich oft die verschiedenen Meinungen einander gegenübergestellt. Wenn in der Darstellung, wiewohl naturgemäss, meine Auffassung von der Zelle in den Vordergrund tritt, und wenn ich dabei hier und dort von den Ansichten und Deutungen hervorragender und von mir hochgeschätzter Forscher abweiche, so glaube ich ihnen das Geständniss zu schulden, dass ich darum weder die von mir bevorzugte Auffassung für die unbedingt richtige halte, noch viel weniger aber von entgegengesetzten Auffassungen gering denke. Denn der Gegensatz der Meinungen ist zum Leben und zur Entwicklung der Wissenschaft nothwendig; und wie ich in verschiedenen historischen Excursen habe durchblicken lassen, schreitet gerade im Widerspruch der Meinungen und Beobachtungen die Wissenschaft am raschesten und erfolgreichsten vorwärts. Wie in unserer Natur begründet ist, sind fast alle Beobachtungen und die aus ihnen gezogenen Schlüsse einseitig und sind daher

fortwährend einer Correctur bedürftig. Wie sehr aber muss dies der Fall sein bei dem Gegenstand vorliegender Untersuchung, bei der Zelle, welche selbst ein wunderbar complicirter Organismus ist, „ein kleines Universum", in dessen Zusammensetzung wir mit unseren Vergrösserungsgläsern, mit chemisch-physikalischen Untersuchungsmethoden und Experimenten nur mühsam einzudringen vermögen.

Berlin, October 1892.

Oscar Hertwig.

Inhalt.

ERSTES BUCH.

Allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle.

Seite

Erstes Capitel 3
Die Geschichte der Zellentheorie 4
Die Geschichte der Protoplasmatheorie 7
Literatur I 9
Zweites Capitel. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle 11
I. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers 12
a) Begriff des Protoplasmas und Berechtigung desselben 12
b) Allgemeine Charakteristik des Protoplasmas 13
c) Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas 15
d) Feinere Protoplasmastructur 17
e) Gleichartigkeit des Protoplasma als Substanz, Verschiedenheit der Zellkörper 23
f) Verschiedene Beispiele für den Bau des Zellkörpers 24
1) Zellen, deren Körper fast ausschliesslich aus Protoplasma besteht 24
2) Zellkörper, die in ihrem Protoplasma zahlreiche und verschiedene Einschlüsse enthalten 27
II. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Zellenkerns. (Nucleus.) 31
a) Form, Grösse und Zahl der Kerne 32
b) Die Kernsubstanzen 34
c) Die Kernstructur. Beispiele für die verschiedene Beschaffenheit derselben 38
III. Giebt es kernlose Elementarorganismen? 46
IV. Die Central- oder Polkörperchen der Zelle 47
V. Ueber die Molecularstructur organisirter Körper 49
Literatur II 51
Drittes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle.
I. Die Bewegungserscheinungen 54
I. Die Protoplasmabewegung 55
a) Bewegungen nackter Protoplasmakörper 55
b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen . 59
c) Erklärungsversuche der Protoplasmabewegung 61
II. Die Geissel- und Flimmerbewegung 64
a) Zellen mit Geisseln 65
b) Zellen mit vielen Flimmern 68
III. Die contractilen Vacuolen oder Behälter einzelliger Organismen . . . 69
IV. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung 72
Literatur III 73

Seite

Viertes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle.
II. Die Reizerscheinungen 75
I. Thermische Reize 78
II. Lichtreize 81
III. Elektrische Reize 86
Erscheinungen des Galvanotropismus 88
IV. Mechanische Reize 90
V. Chemische Reize 91
a) Erste Gruppe von Versuchen.
Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen 91
b) Zweite Gruppe von Versuchen.
Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen 94
1) Gase 94
2) Flüssigkeiten 95
Literatur IV 101

Fünftes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle.
III. Stoffwechsel und formative Thätigkeit.
Allgemeine Charakteristik 103
I. Die Stoffaufnahme und Stoffabgabe der Zelle 105
1) Die Aufnahme und Abgabe gasförmiger Stoffe 105
2) Die Aufnahme und Abgabe flüssiger Stoffe 109
3) Die Aufnahme fester Körper 115
II. Die Stoffumsetzung und die formative Thätigkeit der Zelle 118
1) Zur Chemie des Stoffumsatzes 119
2) Zur Morphologie des Stoffumsatzes. Die formative Thätigkeit der Zelle 125
a) Die inneren Plasmaproducte 125
b) Die äusseren Plasmaproducte 134
Literatur V 141

Sechstes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle.
IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Theilung 143
I. Geschichte der Zellenentstehung 143
II. Der Process der Kerntheilung und die verschiedenen Arten desselben . 145
1) Die Kernsegmentirung. Mitose (Flemming). Karyokinese (Schleicher) 145
a) Zelltheilung bei Salamandra maculata unter Zugrundelegung der Theilung der Samenmutterzellen.
Erste Phase. Vorbereitung des Kerns zur Theilung 147
Zweite Phase der Theilung 149
Dritte Phase der Theilung 150
Vierte Phase der Theilung 151
b) Theilung der Eizellen von Ascaris megalocephala und Toxopneustes lividus 152
c) Theilung pflanzlicher Zellen 158
d) Historische Bemerkungen und strittige Fragen der Kernsegmentirung 160
2) Die Kernzerschnürung (directe Kernvermehrung, Fragmentirung, Amitose, amitotische Theilung) 166
3) Endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung 170
III. Verschiedene Arten der Zellvermehrung.
1) Allgemeine Regeln 172
2) Uebersicht der Arten der Zelltheilung 180
Ia. Die äquale Theilung 180
Ib. Die inäquale Theilung 182
Ic. Knospung 183
II. Partielle Theilung 185
III. Die Vielzellbildung 187
IV. Die Reductionstheilung 189
IV. Beeinflussung der Zelltheilung durch äussere Factoren. Abnorme Kerntheilungsfiguren. Kerndegenerationen 192
Literatur VI 199

Siebentes Capitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle.
V. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung 202
I. Die Morphologie des Befruchtungsprocesses 205

Seite
1) Die Befruchtung des thierischen Eies 205
a) Echinodermen-Eier 206
b) Ascaris megalocephala 209
2) Die Befruchtung der Phanerogamen 210
3) Die Befruchtung der Infusorien 212
4) Die verschiedene Form der Geschlechtszellen, die Aequivalenz der beim Zeugungsakt betheiligten Stoffe und die Begriffe „männliche und weibliche Geschlechtszellen“ 218
5) Die Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und das erste Hervortreten von Geschlechtsdifferenzen 223
II. Die Physiologie des Befruchtungsprocesses 233
1) Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen 233
a) Die Parthenogenese 236
b) Die Apogamie 240
2) Die sexuelle Affinität 240
a) Die sexuelle Affinität im Allgemeinen 241
b) Die sexuelle Affinität im Einzelnen und die verschiedenen Abstufungen derselben 244
α) Die Selbstbefruchtung 245
β) Die Bastardbefruchtung 248
γ) Beeinflussung der geschlechtlichen Affinität durch äussere Eingriffe 250
δ) Rückblick und Erklärungsversuche 253
Literatur VII 256
Achtes Capitel. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern u. Zellproduct 258
I. Beobachtungen über Stellungen des Kerns, welche auf eine Betheiligung bei formativen und nutritiven Processen hinweisen 259
II. Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma schliessen lässt 264
Literatur VIII 266
Neuntes Capitel. Die Zelle als Anlage eines Organismus (Vererbungstheorieen) 267
I. Geschichte der älteren Entwicklungstheorieen 268
II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorieen 271
III. Der Kern als Träger der erblichen Anlagen 275
1) Die Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse . . . 276
2) Die gleichwerthige Vertheilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen . . . 277
3) Die Verhütung der Summirung der Erbmassen 280
4) Die Isotropie des Protoplasma 284
IV. Die Entfaltung der Anlagen 286
Literatur IX 289
Register 291

ERSTES BUCH.

ALLGEMEINE ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER ZELLE.

ERSTES CAPITEL.

Thiere und Pflanzen, so verschiedenartig in ihrer äusseren Erscheinung, stimmen in den Grundlagen ihres anatomischen Aufbaues überein; denn beide sind aus gleichartigen, meist nur mikroskopisch wahrnehmbaren Elementareinheiten zusammengesetzt. Man bezeichnet die letzteren einer jetzt verlassenen, älteren Theorie zu Liebe als Zellen, sowie die Lehre, dass Thiere und Pflanzen in übereinstimmender Weise aus solchen kleinsten Theilchen bestehen, als die Zellentheorie.

In der Zellentheorie erblickt man mit Recht eines der wichtigsten Fundamente der ganzen modernen Biologie. Zum Studium der Zelle wird der Pflanzen- und Thieranatom, der Physiologe und pathologische Anatom auf Schritt und Tritt hingeleitet, wenn er tiefer in das Wesen der normalen und der krankhaften Lebensprocesse eindringen will. Denn die Zellen, in welche der Anatom die pflanzlichen und thierischen Organismen zerlegt, sind die Träger der Lebensfunctionen; sie sind, wie Virchow (I. 33) sich ausgedrückt hat, die Lebenseinheiten.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, erscheint der Gesammtlebensprocess eines zusammengesetzten Organismus nichts Anderes zu sein als das höchst verwickelte Resultat der einzelnen Lebensprocesse seiner zahlreichen, verschieden functionirenden Zellen. Das Studium des Verdauungsprocesses, der Muskel- und Nerventhätigkeit führt bei tieferem Eindringen zur Untersuchung der Functionen der Drüsenzellen, der Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen. Und wie die Physiologie ihre Fundamente in der Zellentheorie gefunden hat, so hat sich auch die Lehre von den Krankheiten in eine Cellularpathologie umgewandelt.

In vieler Beziehung steht somit die Lehre von der Zelle im Mittelpunkt der biologischen Forschung der Gegenwart. Sie bildet in jeder Beziehung den vornehmsten Gegenstand der allgemeinen Anatomie, wie man früher, oder der Histologie, wie man jetzt gewöhnlich die Lehre von den Mischungs- und Formbestandtheilen der Organismen zu benennen pflegt.

Die Vorstellung und der Begriff, den man in der Wissenschaft mit dem Wort „Zelle“ verbindet, hat sich im Laufe von 50 Jahren sehr wesentlich geändert. Die Geschichte dieser veränderten Auffassungen oder die Geschichte der Zellentheorie ist von hohem Interesse. Nichts ist geeigneter als ein kurzer Abriss derselben, um den Anfänger

in den Vorstellungskreis, den man jetzt mit dem Worte Zelle verbindet, einzuführen. Auch möchte der Hinweis auf die Geschichte der Zellentheorie noch in anderer Richtung nützen. Indem wir die augenblicklich herrschende Vorstellung von der Zelle aus älteren, minder vollkommenen Vorstellungsweisen sich allmählich hervorbilden sehen, wird es uns nahe gelegt, die erstere auch nicht als etwas in sich Fertiges zu betrachten; es erscheint vielmehr die Hoffnung berechtigt, dass bessere und verfeinerte Untersuchungsmittel, wobei man indessen nicht nur von einer Verbesserung der optischen Instrumente alles Heil zu erwarten braucht, unsere derzeitig gewonnene Erkenntniss noch wesentlich vertiefen und vielleicht mit ganz neuen Vorstellungsreihen bereichern werden.

Die Geschichte der Zellentheorie.

Zu der Erkenntniss, dass die Organismen aus Zellen zusammengesetzt sind, wurde der erste Anstoss durch das Studium der Pflanzen-Anatomie gegeben. Am Ende des 17. Jahrhunderts gewannen der Italiener Marcellus Malpighi (I. 15) und der Engländer Grew (I. 9) den ersten Einblick in den feineren Bau der Pflanzen; sie entdeckten an ihnen mit schwachen Vergrösserungsgläsern einmal kleine, kammerartige, mit festen Wandungen versehene und mit Flüssigkeit erfüllte Räume, die Zellen, und zweitens noch lange Röhren, die in den meisten Pflanzentheilen in mannigfacher Gestalt durch das Grundgewebe ziehen, und die jetzt je nach ihrer Form als Spiralröhren und Gefässe bezeichnet werden. Eine tiefere Bedeutung gewannen diese Thatsachen aber erst, als am Ende des 18. Jahrhunderts sich eine mehr philosophische Betrachtungsweise der Natur Bahn brach.

Caspar Friedrich Wolff (I. 34, 13), Oken (I. 21) u. A. warfen die Frage nach der Entstehung der Pflanzen auf und suchten ihre Gefässe und Röhren von der Zelle als Grundform abzuleiten. Namentlich aber hat sich Treviranus (I. 32) ein hervorragendes Verdienst erworben, indem er in seiner 1808 erschienenen Schrift „Vom inwendigen Bau der Gewächse“ an jungen Pflanzentheilen den Nachweis führte, dass die Gefässe aus Zellen hervorgehen; er fand, dass junge Zellen sich in Reihen anordnen und durch Auflösung der Querscheidewände zu einer langgestreckten Röhre verschmelzen, eine Entdeckung, welche später durch die Nachuntersuchungen von Mohl (1830) zum gesicherten Besitz der Wissenschaft erhoben wurde.

Nicht minder wichtig für die Werthschätzung der Zelle wurde das Studium der niedersten Pflanzen. Man lernte kleine Algen kennen, die zeitlebens entweder nur eine einzige Zelle darstellen oder einfache Reihen von Zellen sind, welche sich leicht von einander loslösen können. Endlich führte das Nachdenken über den Stoffwechsel der Pflanzen zu der Einsicht, dass die Zelle es sei, welche in der vegetabilischen Haushaltung die Nahrungsstoffe aufnimmt, verarbeitet und in veränderter Form wieder abgiebt. (Turpin, Raspail.)

So war schon am Anfang unseres Jahrhunderts die Zelle als der morphologische und physiologische Elementartheil der Pflanze von verschiedenen Forschern erkannt worden. Besonders klar findet sich diese

Anschauung in dem 1830 herausgegebenen Lehrbuch der Botanik von Meyen (I. 16) in folgendem Satze ausgesprochen: „Die Pflanzenzellen treten entweder einzeln auf, so dass eine jede ein eigenes Individuum bildet, wie dieses bei Algen und Pilzen der Fall ist, oder sie sind in mehr oder weniger grossen Massen zu einer höher organisirten Pflanze vereinigt. Auch hier bildet jede Zelle ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganze; sie ernährt sich selbst, sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen, rohen Nahrungsstoff zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden." Meyen bezeichnet daher geradezu die einzelnen Zellen als „die kleinen Pflänzchen in den grösseren".

Zu allgemeinerer Geltung gelangten indessen derartige Ansichten erst vom Jahre 1838 an, in welchem M. Schleiden (I. 28.), den man so häufig als den Begründer der Zellentheorie hingestellt findet, in Müllers Archiv seinen berühmten Aufsatz „Beiträge zur Phytogenesis" veröffentlichte. In demselben suchte M. Schleiden die Frage zu lösen, wie die Zelle entsteht. Den Schlüssel hierzu glaubte er in einer Entdeckung des englischen Botanikers R. Brown (I. 5) gefunden zu haben, welcher im Jahre 1833 bei seiner Untersuchung der Orchideen den Zellenkern entdeckt hatte. Schleiden verfolgte Brown's Entdeckung weiter; er überzeugte sich bei vielen Pflanzen von dem Vorkommen des Kerns, und da er ihn namentlich in jugendlichen Zellen beständig auftreten sah, entsprang in ihm der Gedanke, dass der Kern eine nähere Beziehung zu der so räthselhaften Entstehung der Zelle und demnach eine grosse Bedeutung im Zellenleben haben müsse.

Die Art und Weise, wie Schleiden diesen Gedanken auf Grund irrthümlicher Beobachtungen zu einer Theorie der Phytogenesis verwerthete, muss jetzt zwar als eine verfehlte bezeichnet werden (I. 27), auf der andern Seite muss aber auch betont werden, dass seine allgemeine Auffassung von der Bedeutung des Kerns in gewisser Beziehung richtig ist, und dass gerade dieser eine Gedanke weit über das engere Gebiet der Botanik hinaus fruchtbringend geworden ist; denn durch ihn ist die Uebertragung der Zellentheorie auf die thierischen Gewebe ermöglicht worden. In diesen treten gerade die Kerne unter den verschiedenen Zellenbestandtheilen am deutlichsten hervor und weisen auf die Uebereinstimmung der histologischen Elemente bei Thieren und Pflanzen am offenkundigsten hin. Insofern bezeichnet die kleine Schrift Schleidens aus dem Jahre 1838 geschichtlich den wichtigen Wendepunkt, von welchem ab der Thierkörper der Herrschaft der Zellentheorie unterworfen wurde.

An Versuchen, den Thierkörper als eine Vielheit kleinster Elementartheile darzustellen, hat es auch vor Schleiden nicht gefehlt, wie die Hypothesen von Oken (I. 21), Heusinger, Raspail und manchen Andern lehren. Dieselben erwiesen sich aber nicht entwickelungsfähig, weil falsche Beobachtungen und verkehrte Deutungen in ihnen das Gute überwogen. Erst in den dreissiger Jahren, in denen die optischen Hülfsmittel eine Verbesserung erfuhren, wurden einzelne brauchbare Fundamente auch für eine thierische Zellentheorie gelegt. Schon verglichen Purkinje (I. 22) und Valentin, Joh. Müller (I. 20) und Henle (I. 11) einzelne Thiergewebe den pflanzlichen; sie erkannten schon den zelligen, einem Pflanzengewebe ähnlichen Bau der Chorda dorsalis, des Knorpels, der Epithelien und des Drüsengewebes. Den Versuch einer wirklich zusammenfassenden Zellentheorie aber, welche alle thierischen Gewebstheile berücksichtigt, hat zuerst Schwann (I. 31),

angeregt durch Schleidens Phytogenesis, unternommen und in genialer Weise durchgeführt.

Im Jahre 1838 erfuhr Schwann in einer Unterredung mit Schleiden von der neuen Theorie der Zellenbildung und von der Bedeutung, welche den Kernen bei den Pflanzen zukommen sollte. Er erkannte hierin sofort, wie er uns selbst erzählt, charakteristische Momente genug, welche zu einem Vergleich mit thierischen Zellen aufforderten. Mit bewundernswerthem Eifer stellte er eine umfassende Reihe von Untersuchungen an, die er schon im Jahre 1839 unter dem Titel „Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen" veröffentlichte. — Dieses Buch Schwann's ist ein grundlegendes Werk ersten Ranges, durch welches die mikroskopische Anatomie der Thiere trotz der viel schwierigeren Aufgabe auf gleiche Stufe mit der Pflanzenanatomie gehoben wurde.

Zu dem raschen und glänzenden Erfolg der Schwann'schen Untersuchungen haben wesentlich zwei Momente beigetragen. Erstens hat Schwann zur Erkennung der thierischen Zellen vorzugsweise die Anwesenheit des Kerns benutzt, von dem er hervorhebt, dass er der am meisten charakteristische und am wenigsten veränderliche Zellenbestandtheil sei. Wie schon angedeutet, liegt hierin das Förderniss, welches Schwann durch Schleiden empfangen hat. Das zweite nicht minder bedeutsame Moment ist die richtige Methode, welche Schwann bei der Ausführung und Darstellung seiner Beobachtungen befolgt hat. Wie die Botaniker durch das Studium unentwickelter Pflanzentheile z. B. die Röhren aus der Grundform der Zelle abgeleitet hatten, so untersuchte auch er hauptsächlich die Entwicklungsgeschichte der Gewebe und fand, dass der Keim auf frühesten Stadien aus einer Summe ganz gleichartiger Zellen besteht; er verfolgte dann weiter die Metamorphosen oder die Umbildungen, welche die Zellen erleiden, bis sie in die fertigen Gewebe des erwachsenen Thieres übergehen. Er zeigte, wie ein Bruchtheil der Zellen die ursprüngliche, kuglige Grundform beibehält, andere eine cylindrische Gestalt annehmen, andere in lange Fasern auswachsen oder zu sternförmigen Gebilden werden, indem sie an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche zahlreiche Ausläufer ausschicken. Er zeigte an den Knochen, Knorpeln und Zähnen, wie wieder andere Zellen stark verdickte Wandungen bekommen; endlich erklärte er noch eine Reihe der am meisten abgeänderten Gewebe aus einer Verschmelzung von Zellengruppen, wobei er auch wieder einen analogen Vorgang bei den Pflanzen, die Entwickelung der Gefässe im Auge hatte.

Auf diese Weise war durch Schwann ein allgemeines, wenn auch mit vielen Fehlern behaftetes, dafür aber leicht fassliches und auch im Ganzen glückliches Schema geschaffen, nach welchem ein jeder thierische Theil aus Elementartheilen, welche den Pflanzenzellen entsprechen, entweder zusammengesetzt oder durch Metamorphose von solchen entstanden ist. Es war ein gutes Fundament gelegt, auf dem sich weiter bauen liess. Im Einzelnen litt aber die Vorstellung, welche Schleiden und Schwann sich vom Wesen des pflanzlichen und thierischen Elementartheils gebildet hatten, an vielen Irrthümern, wie bald erkannt wurde. Beide Forscher definirten die Zelle als ein kleines Bläschen, das in einer festen Membran einen flüssigen Inhalt umschliesst, als ein Kämmerchen, eine cellula im eigentlichen Sinne

des Wortes. Als wichtigsten und als den wesentlichen Theil an dem Bläschen bezeichneten sie die Membran, von der sie annahmen, dass sie durch ihre chemisch-physikalischen Eigenschaften den Stoffwechsel regeln sollte. Schwann erblickte in der Zelle einen organischen Krystall, den er sich durch eine Art von Krystallisationsprocess aus einer organischen Mutterlauge (Cytoblastem) bilden liess.

Die Vorstellungsreihe, welche wir jetzt mit dem Worte „Zelle" verbinden, ist Dank den grossen Fortschritten der letzten fünf Jahrzehnte eine wesentlich andere geworden. Die Schleiden-Schwann'sche Zellentheorie hat eine durchgreifende Reform erfahren, indem an ihre Stelle die (besonders an den Namen von Max Schultze geknüpfte) Protoplasmatheorie getreten ist.

Die Geschichte der Protoplasmatheorie

ist gleichfalls von hervorragendem Interesse. Schon Schleiden beobachtete in der Pflanzenzelle ausser dem Zellensaft noch eine weiche, durchscheinende, mit kleinen Körnchen versehene Substanz, welche er Pflanzenschleim nannte. Mohl (I. 18) gab ihr im Jahre 1846 den später so bedeutungsvoll gewordenen Namen Protoplasma, einen Namen, den Purkinje (I. 24) schon früher für die Bildungssubstanz jüngster thierischer Embryonen gebraucht hatte. Auch entwarf er ein genaues Bild von den Lebenserscheinungen des pflanzlichen Protoplasma: er fand, dass es den Innenraum von jungen Pflanzenzellen vollständig ausfüllt, und dass es dann bei älteren und grösseren Zellen in sein Inneres Flüssigkeit aufnimmt, die sich in Blasen oder Vacuolen ansammelt. Endlich stellte Mohl fest, dass das Protoplasma, wie Schleiden auch schon für den Pflanzenschleim angegeben hatte, höchst eigenthümliche Bewegungsphänomene zeigt, die zuerst von Bonaventura Corti im Jahre 1772 und von C. L. Treviranus (1807) entdeckt und als „kreisende Bewegung des Zellsaftes" beschrieben worden waren.

Hierzu gesellten sich noch andere Beobachtungen, welche den protoplasmatischen Inhalt der Zellen an Bedeutung gewinnen liessen. Bei niedersten Algen zieht sich, wie Cohn (I, 7) und andere fanden, das Protoplasma zur Zeit der Fortpflanzung von der Zellmembran zurück und bildet einen frei im Zellraum liegenden, ovalen, nakten Körper, die Schwärmspore, welche bald die Membran an einer Stelle sprengt und durch die Oeffnung hindurchschlüpft, um sich im Wasser mit Wimpern wie ein selbständiger Organismus, aber ohne Membran, fortzubewegen.

Desgleichen wurden beim Studium der thierischen Zellen Thatsachen ermittelt, die mit dem alten Zellenbegriff nicht zu vereinigen waren. Schon wenige Jahre nach dem Auftreten von Schwann machten verschiedene Forscher (Kölliker (I. 14), Bischoff (I. 4) auf viele thierische Zellen aufmerksam, an welchen eine besondere Membran nicht nachzuweisen war, und es erhob sich in Folge dessen ein langer Streit, ob wirklich diese Gebilde membranlos und daher keine Zellen, oder ob es echte Zellen seien. Auch beobachtete man an der

schleimigen, mit Körnchen versehenen Grundsubstanz einzelner thierischer Zellen, wie z. B. der Lymphkörperchen, ähnliche Bewegungserscheinungen, wie am pflanzlichen Protoplasma. (Siebold, Kölliker, Remak, Lieberkühn etc.) — Remak (I. 25. 26) übertrug daher den von Mohl für den Pflanzenschleim eingeführten Namen Protoplasma auch auf die Grundsubstanz der thierischen Zellen.

Wichtige Einblicke in die Natur des Protoplasma eröffnete endlich das Studium der niedersten Organismen, der Rhizopoden, Amöben, Myxomyceten etc. Die schleimige, von Körnchen durchsetzte, mit Contractilität begabte Substanz derselben hatte Dujardin Sarcode genannt. Indem Max Schultze (I. 29) und de Bary (I. 2) ihre Lebenserscheinungen auf das genaueste studirten, wiesen sie nach, dass das Protoplasma der Pflanzen und Thiere und die Sarcode der niedersten Organismen identische Stoffe sind.

Im Hinblick auf diese Thatsachen legten Forscher, wie Nägeli, Alexander Braun, Leydig, Kölliker, Cohn, de Bary etc. der Zellmembran im Verhältniss zu ihrem Inhalt eine nur untergeordnete Bedeutung bei; vor Allem aber hat Max Schultze sich das Verdienst erworben, die neueren Erfahrungen zu einer scharfen Kritik der Schleiden-Schwannschen Zellentheorie und zur Begründung einer Protoplasmatheorie benutzt zu haben. In 4 kleinen, ausgezeichneten Schriften, welche vom Jahre 1860 an veröffentlicht wurden, zog er gegen die alten Glaubenssätze, deren man sich zu entledigen habe, zu Felde. Aus der Thatsache, dass bei allen Organismen ein bestimmter Stoff vorkommt, welcher sich durch die merkwürdigen Bewegungsphänomene auszeichnet (Protoplasma der Thiere und Pflanzen, Sarcode der einfachsten Organismen), aus der Thatsache ferner, dass das Protoplasma der Pflanzen zwar gewöhnlich von einer besonderen festen Membran umschlossen ist, in einigen Fällen aber die letztere abstreifen und als nackte Schwärmspore sich im Wasser selbständig fortbewegen kann, aus der Thatsache endlich, dass die thierischen Zellen und die einfachsten einzelligen Organismen sehr häufig keine Membran besitzen und dann als nacktes Protoplasma und als nackte Sarcode erscheinen, zieht Max Schultze den Schluss, dass die Membran für den pflanzlichen und thierischen Elementartheil etwas Unwesentliches sei. Zwar behält er den durch Schleiden und Schwann in die Anatomie eingebürgerten Namen Zelle bei, definirt dieselbe aber, (I. 30) als ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen von Protoplasma.

Mit dieser Definition knüpfte Max Schultze — wie der historischen Gerechtigkeit wegen hervorgehoben sei — wieder an die älteren Bestrebungen von Purkinje (I. 22—24) und Arnold (I. 1) an, welche eine Körnchen- und Klümpchentheorie auszubilden versuchten, aber gegenüber der besser durchgearbeiteten und ihrer Zeit mehr angepassten Zellentheorie von Schwann wenig Erfolg hatten.

Unter einem Klümpchen von Protoplasma stellten sich indessen schon damals Max Schultze und andere Forscher keineswegs etwas so Einfaches vor, wie das Wort auszudrücken scheint. Namentlich der Physiologe Brücke (I. 6) schloss aus der Complicirtheit der Lebenseigenschaften, deren Träger das Protoplasma ist, mit Fug und Recht, dass das Protoplasmaklümpchen eine complicirte Structur, einen „höchst kunstvollen Bau“ besitzen müsse, in welchen nur die Unzulänglichkeit unserer Beobachtungsmittel noch keinen befriedigenden Einblick gestattet habe. Daher bezeichnete denn

schon Brücke sehr treffend den Elementartheil der Thiere und Pflanzen, das Protoplasmaklümpchen, als einen Elementarorganismus.

Bei dieser Sachlage ist eigentlich der Name Zelle ein verkehrter. Dass er trotzdem beibehalten worden ist, erklärt sich theils aus gerechter Pietät gegen die rüstigen Streiter, welche, wie Brücke sich ausdrückt, unter dem Banner der Zellentheorie das gesammte Feld der Histologie erobert haben, theils aus dem Umstand, dass die Anschauungen, welche die neue Reform herbeigeführt haben, erst nach und nach ausgebildet wurden und zu allgemeiner Geltung zu einer Zeit gelangten, als das Wort Zelle sich schon durch Jahrzehnte langen Gebrauch in der Literatur eingebürgert hatte.

Seit Brücke und Max Schultze hat sich unsere Kenntniss vom Wesen der Zelle noch ausserordentlich vertieft. Es sind viele neue Einblicke in die Structur und die Lebenseigenschaften des Protoplasma gewonnen worden, besonders aber hat das Studium des Zellenkernes und der Rolle, welche er bei der Vermehrung der Zelle und bei der geschlechtlichen Zeugung spielt, neue grosse Fortschritte herbeigeführt. Die ältere Definition „die Zelle ist ein Klümpchen von Protoplasma" musste daher erweitert werden in die Definition: „Die Zelle ist ein Klümpchen von Protoplasma, das in seinem Innern einen besonders geformten Bestandtheil, den Kern (Nucleus), einschliesst."

Auf die Geschichte dieser neueren Errungenschaften wird hie und da bei der folgenden Darstellung unserer gegenwärtigen Kenntnisse von dem Wesen des Elementarorganismus eingegangen werden.

Das reiche Wissensmaterial, welches eine hundertjährige Forschung über die Zelle angesammelt hat, wird sich am besten in folgender Weise systematisch gruppiren lassen:

In einem ersten Abschnitt sollen die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle dargestellt werden.

Ein zweiter Abschnitt wird dann von den Lebenseigenschaften der Zelle zu handeln haben. Dieselben sind 1) die Eigenschaft der Contractilität, 2) die Eigenschaft der Reizbarkeit, 3) die Eigenschaft des Stoffwechsels, 4) die Eigenschaft der Fortpflanzung.

Daran werden sich, um unseren Vorstellungskreis über das Wesen der Zelle noch mehr abzurunden und zu erweitern, 2 Abschnitte mehr speculativen Inhalts anschliessen, ein Abschnitt über „die Wechselbeziehungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellproduct" und ein Abschnitt über „die Zelle als Anlage eines Organismus".

Literatur. I.

1) **Fr. Arnold.** *Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Theil. Zürich 1842. Handbuch der Anatomie des Menschen. 1845.*
2) **de Bary.** *Myxomyceten. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 1859.*
3) **Lionel S. Beale.** *Die Structur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers. Uebersetzt von Carus. 1862.*
4) **Bischoff.** *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. 1842.*
5) **R. Brown.** *Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Transactions of the Linnean society. London 1833.*

6) **Brücke.** *Die Elementarorganismen. Wiener Sitzungsber. Jahrg. 1861. XLIV. 2. Abth.*
7) **Cohn.** *Nachträge z. Naturgeschichte des Protococcus pluvialis. Nova acta. Vol. XXII. pag. 697—764.*
8) **Bonaventura Corti.** *Observazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaiola. 1774.*
9) **Grew.** *The anatomy of plantes.*
10) **Haeckel.** *Die Radiolarien. 1862.*
Derselbe. Die Moneren.
11) **Henle.** *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium. 1837.*
12) **Oscar Hertwig.** *Die Geschichte der Zellentheorie. Deutsche Rundschau.*
13) **Huxley.** *On the cell theory. Monthly Journal. 1853.*
14) **Kölliker.** *Die Lehre von der thierischen Zelle.* **Schleiden u. Nägeli.** *Wissenschaftl. Botanik. Heft 2. 1845.*
Derselbe. Handbuch der Gewebelehre des Menschen.
15) **Malpighi.** *Anatome plantarum.*
16) **Meyen.** *Phytotomie. Berlin 1830.*
17) **H. v. Mohl.** *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung. Dissert. Tübingen 1835. Flora 1837.*
18) *Derselbe. Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botanische Zeitung. 1846.*
19) *Derselbe. Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 1851.*
20) **J. Müller.** *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*
21) **Oken.** *Lehrbuch der Naturphilosophie. 1809.*
22) **Purkinje.** *Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Prag im September 1837. Prag 1838. pag. 174—175.*
23) *Derselbe. Uebersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur im Jahre 1839. Breslau 1840.*
24) *Derselbe. Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik. 1840. Nr. 5. pag. 33—38.*
25) **Remak.** *Ueber extracelluläre Entstehung thierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Theilung. Müllers Archiv. 1852.*
26) *Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855.*
27) **Sachs.** *Geschichte der Botanik. 1875.*
28) **Matthias Schleiden.** *Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv. 1838.*
Derselbe. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl. 1845.
29) **Max Schultze.** *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle.*
30) *Derselbe. Ueber Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1861.*
31) **Th. Schwann.** *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. 1839.*
32) **L. C. Treviranus.** *Vom inwendigen Bau der Gewächse. 1806.*
33) **R. Virchow.** *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre.*
34) **Casp. Friedr. Wolff.** *Theorie von der Generation. 1764.*

ZWEITES CAPITEL.

Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle.

Die Zelle ist ein Organismus und als solcher kein einfaches, sondern ein aus vielen, verschiedenartigen Theilen zusammengesetztes Gebilde. Die wahre Natur aller dieser Theile, welche sich augenblicklich noch grösstentheils unserer Kenntniss entziehen, genauer festzustellen, wird noch für lange Zeit eine Aufgabe biologischer Forschungen bleiben. Wir stehen jetzt in unserem Verständniss dem Zell-Organismus in ähnlicher Weise gegenüber, wie vor hundert Jahren die Naturforscher dem thierischen und pflanzlichen Gesammtorganismus vor der Entdeckung der Zellentheorie. Um in das Geheimniss des Zellorganismus noch tiefer einzudringen, müssen die optischen Hülfsmittel, noch mehr aber und vor allen Dingen die chemischen Untersuchungsmethoden auf eine höhere Stufe der Vollendung, als sie zur Zeit besitzen, gebracht werden. Es scheint mir zweckmässig, diese Gedanken gleich hier hervorzuheben, damit sie der Leser bei der folgenden Darstellung immer vor Augen hat.

In jeder Zelle ist ausnahmslos ein besonders geformter Theil nachzuweisen, welcher im ganzen Organismenreich mit einer grossen Gleichförmigkeit auftritt, der Zellenkern. Ihm und dem übrigen Theil der Zelle, dem Protoplasma, kommen offenbar eigenartige Aufgaben im Lebensprocess des Elementarorganismus zu. Daher lässt sich die Untersuchung der chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle am besten in zwei Theile zerlegen: in die Untersuchung des Protoplasmakörpers und in die Untersuchung des Zellkerns.

Daran schliessen sich als Anhang noch 3 kleinere Abschnitte an. Von diesen handelt der erste über die Frage: Giebt es kernlose Elementarorganismen? Der zweite beschäftigt sich mit den Pol- oder Centralkörperchen, welche als besondere Zellorgane neben dem Kern zuweilen im Protoplasma aufgefunden werden; in dem dritten wird ein kurzer Abriss von der Nägeli'schen Theorie der Molecularstructur organisirter Körper gegeben werden.

I. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers.

Bei Pflanzen und Thieren sehen die Zellen zuweilen nach Form und Inhalt so ausserordentlich verschieden aus, dass sie auf den ersten Blick überhaupt nichts Gemeinsames und Vergleichbares darzubieten scheinen. Man vergleiche die Substanz einer Pflanzenzelle am Vegetationskegel mit einer von Stärkekörnern erfüllten Zelle der Kartoffelknolle, oder den Inhalt einer Embryonalzelle einer Keimscheibe mit dem Inhalt einer Fettzelle oder eines mit Dotterplättchen angefüllten Amphibieneies. Der unbefangene Beobachter wird nur Gegensätze erblicken. Trotzdem stimmen alle diese so ungemein verschiedenen Zellen bei tieferer Untersuchung in einem Punkte überein: in dem Besitz eines sehr wichtigen, eigenthümlichen Stoffgemenges, das dort in grösserer Masse, hier nur in Spuren vorhanden ist, in keinem Elementarorganismus aber vollständig vermisst wird. Dieses Stoffgemenge lässt in vielen Fällen die wunderbaren Lebensphänomene erkennen, von denen später gehandelt wird, die Eigenschaft der Contractilität, der Reizbarkeit etc., und da dasselbe ausserdem bei jugendlichen Zellen, bei niederen Organismen, bei den Zellen des Vegetationskegels und der Keimscheibe, allein den Zellkörper — vom Kern natürlich abgesehen — ausmacht, hat man in ihm den hauptsächlichen Träger der Lebensfunctionen erblickt. Es ist das Protoplasma oder die bildende Substanz (forming matter) des englischen Histologen Beale (I. 3).

a) Begriff des Protoplasmas und Berechtigung desselben.

Um zu wissen, was Protoplasma ist, wird man am besten dasselbe an solchen Zellen untersuchen, in denen es möglichst frei von anderen Beimischungen und in grösserer Menge auftritt, und am besten an den Objecten, an denen sich die Begründer der Protoplasmatheorie ihre Vorstellung von der Natur desselben gebildet haben. Solche Objecte sind junge Pflanzenzellen, Amöben, Rhizopoden, die Lymphkörperchen von Wirbelthieren. Wer hier die charakteristischen Eigenschaften des Protoplasma erkannt hat, wird dasselbe auch in solchen Zellkörpern auffinden, in denen es nur in geringer Menge vorhanden und durch andere Substanzen mehr oder minder verdeckt ist.

Es ist der Vorschlag gemacht worden (II. 10), den Begriff Protoplasma, mit dem ein unberechtigter Cultus getrieben werde, überhaupt ganz fallen zu lassen; denn die Verwendung dieses Wortes sei heutzutage eine so unbestimmte und schrankenlose geworden, dass man sich mit Recht fragen könne, ob durch seinen jetzigen Gebrauch wirklich Nutzen und nicht viel mehr Verwirrung gestiftet werde.

Dieser Vorschlag kann weder als ein zweckdienlicher, noch als ein in der Sache berechtigter bezeichnet werden. Denn wenn auch zugegeben werden mag, dass von mancher Seite das Wort in verkehrter Weise gebraucht wird, dass es auch nicht möglich ist, in einem kurzen Satze eine erschöpfende Definition des Wortes Protoplasma zu geben, und dass man in manchen Fällen in Verlegenheit kommt, zu sagen, welcher Theil in einer Zelle Protoplasma ist und welcher nicht, so geht aus alle dem die Entbehrlichkeit des Protoplasmabegriffes noch in keiner Weise hervor. Aehnliche Bedenken können auch gegen manche andere Worte erhoben werden, durch welche wir uns über bestimmte Stoff-

gemenge der Organismen zu verständigen suchen. Mit dem Wort Nuclein oder Chromatin bezeichnen wir z. B. einen gewissen Bestandtheil des Kerns, der für Manchen leidlich gut bestimmbar erscheinen wird. Und doch wird der Mikroskopiker zugeben müssen, dass es im ruhenden Kerngerüst nicht möglich ist, genau zu bestimmen, was Linin und was Nuclein ist, oder zu entscheiden, ob man im einen Fall nicht zu viel, im anderen Fall zu wenig mit gefärbt hat.

Ebenso wenig wie das Wort Nuclein, ist das Wort Protoplasma entbehrlich, um sich über die Zellbestandtheile zu verständigen. Nur soll man nicht den Anspruch erheben, dass mit dem Wort Protoplasma ein chemisch scharf definirbarer Körper bezeichnet sei.

Protoplasma ist ein morphologischer Begriff (und dasselbe gilt mehr oder minder auch für das Wort Nuclein und so viele andere); es ist eine Bezeichnung für ein Stoffgemenge, das einer Anzahl physikalischer, chemischer und biologischer Eigenschaften zeigt. Solche Begriffe sind bei dem gegenwärtigen Stand unserer Wissenschaft unentbehrlich. Wer mit der Geschichte der Zelle bekannt ist, weifs, welche Summe von Beobachtung und wie viel logische Denkarbeit vieler Forscher nothwendig gewesen ist, um den Begriff Protoplasma zu entwickeln, der weiss, dass mit der Schaffung dieses Begriffes die ganze Zellen- und Gewebelehre einen viel tieferen Inhalt gewonnen hat. Wie viele Kämpfe hat es gefordert, bis festgestellt wurde, dass an der Zelle nicht die Membran, sondern der Inhalt das Wesentliche ist, und dass in dem Inhalte wieder eine besondere, überall wiederkehrende Substanz ist, die in ganz anderer Weise als der Zellsaft, die Stärkekörner und Fetttropfen am Lebensprozess betheiligt ist.

Das Wort Protoplasma hat daher nicht nur seine historische, sondern auch seine wissenschaftliche Berechtigung, und so wollen wir denn näher zu bestimmen suchen, was darunter zu verstehen ist.

b) Allgemeine Charakteristik des Protoplasmas.

Das Protoplasma einzelliger Organismen, pflanzlicher und thierischer Zellen (Fig. 1 und 2) erscheint als eine zähflüssige, fast immer farblose, mit Wasser nicht mischbare Substanz, die in Folge einer gewissen Aehnlichkeit mit schleimigen Stoffen von Schleiden als Schleim der Zelle bezeichnet wurde. Sie bricht das Licht stärker als Wasser, so dass selbst feinste Protoplasmafädchen sich trotz ihrer Farblosigkeit in diesem Medium erkennen lassen. In keinem Protoplasma fehlen kleinste, nur wie Punkte erscheinende Körnchen, die Mikrosomen, die bald spärlicher, bald reichlicher vorhanden und in eine bei schwächerer Vergrösserung homogen aussehende Grundsubstanz eingebettet sind. Je nach der Menge der Mikrosomen sieht daher das Protoplasma bald mehr durchscheinend, hyalin, bald etwas dunkler und körnig aus.

Die Vertheilung der Körnchen im Zellenleib ist selten eine gleichmässige. Gewöhnlich bleibt eine mehr oder minder feine, oberflächliche Schicht körnchenfrei. Da dieselbe ausserdem noch einen etwas festeren Aggregatzustand als die von ihr eingeschlossene, wasserreichere und körnige Protoplasmamasse darbietet, hat man beide als zwei verschiedene Plasmaarten unterschieden und die eine als Hautplasma oder Hyaloplasma und die andere als Körnerplasma bezeichnet (Fig. 2 *ek. en.*).

Manche Forscher, wie namentlich Pfeffer, de Vries etc. sind geneigt, in der Hautschicht ein besonders differenzirtes und mit

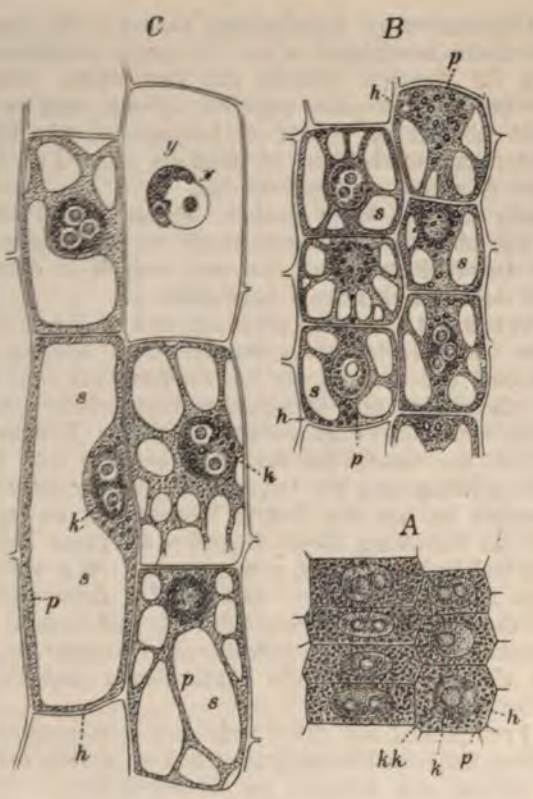


Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrösserung. Nach Sachs (II 33) Fig. 75. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*). *k* Kern. *kk* Kernkörper. *h* Membran.

besonderen Functionen betrautes Organ des Zellkörpers zu erblicken. Zu Gunsten einer derartigen Auffassung liess sich wohl das folgende von mir angestellte Experiment verwerthen:

Reife, in den Eileiter eingetretene und mit einer Gallerthülle umgebene Eier von Rana temporaria wurden mit der äusserst feinen Spitze einer Glasnadel vorsichtig angestochen. Die so hervorgerufene Verletzung war nach der Operation äusserlich nicht wahrnehmbar. Ein Austritt von Dottersubstanz war an der Stichstelle nicht zu bemerken. Als aber darauf die Eier befruchtet wurden, so begann nach einiger Zeit an allen verletzten Eiern Dottersubstanz in ziemlich beträchtlicher Menge an der Oberfläche hervorzuquellen und zwischen Ei- und Dotterhaut einen mehr oder minder grossen Höcker (Extraovat. Roux) zu bilden. Durch den Akt der Befruchtung wurde der Substanzaustritt erst hervorgerufen, weil durch das Eindringen des Samenfadens die Eirinde gereizt und, wie an

geeigneten Objecten leicht zu beobachten ist, zu einer energischen Contraction angeregt wird. Durch den Stich muss mithin in der Hautschicht der Zelle eine Wunde entstanden sein, welche bis zur Befruchtung noch nicht hatte ausheilen können und erst in Folge der durch die Befruchtung bedingten Contraction Dotter ausfliessen liess. Da nun zwischen der Verletzung und dem Eindringen des befruchtenden Samenfadens bei den Froscheiern immer ein längeres, von mir nicht genauer bestimmtes Zeitintervall liegt, so dürfte dies wohl dafür sprechen, dass der Hautschicht in der That eine besondere, von dem darunter gelegenen Zellinhalt etwas verschiedene Structur und besondere Eigenschaften zukommen.

c) Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas.

Ausserordentlich unbefriedigend sind unsere Kenntnisse von der chemischen Natur des Protoplasma. Man hat zuweilen dasselbe als einen Eiweisskörper oder geradezu als „lebendes Eiweiss" bezeichnet. Durch solche Ausdrucksweisen kann leicht eine grundfalsche Vorstellung vom Wesen des Protoplasma herangerufen werden. Darum wiederhole ich: Protoplasma ist kein chemischer, sondern ein morphologischer Begriff, Protoplasma ist keine chemische Substanz noch so zusammengesetzter Art, sondern ein Gemenge zahlreicher, chemischer Stoffe, die wir uns als kleinste Theilchen zu einem wunderbar complicirten Bau mit einander vereinigt vorzustellen haben.

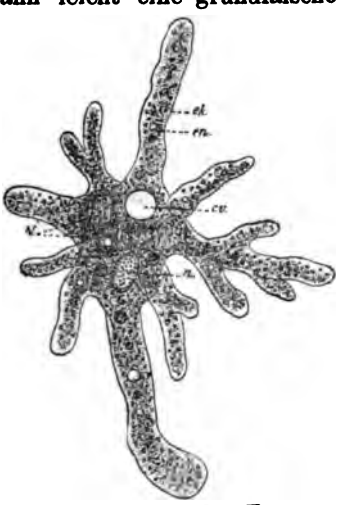


Fig. 2. Amoeba Proteus. Nach Leidy. Aus Rich. Hertwig. *n.* Kern. *cv.* Contractile Vacuole. *N.* Nahrungsballen. *en.* Körnerplasma. *ek.* Hautplasma.

Chemische Substanzen zeigen in verschiedenen Aggregatzuständen (das Haemoglobin zum Beispiel als Bestandtheil der Blutkörperchen, im Wasser gelöst oder in Krystallform) übereinstimmende Eigenschaften; Protoplasma dagegen lässt sich nicht in andere Aggregatzustände überführen, ohne sofort aufzuhören, Protoplasma zu sein. Denn seine wesentlichen Eigenschaften, in denen sich sein Leben äussert, beruhen eben auf einer bestimmten Organisation. Ebenso wie die hauptsächlichen Eigenschaften einer Marmorstatue in der Form bestehen, die Künstlerhand dem Marmor gegeben hat, und wie eine Statue aufgehört hat, eine solche zu sein, wenn sie in kleine Marmorsteinchen zerschlagen ist (Nägeli II 28), so ist auch ein Protoplasmakörper nach Zerstörung der Organisation, auf welcher sein Leben beruht, kein Protoplasma mehr; wir untersuchen in den abgetödteten, mit Reagentien behandelten Zellen streng genommen nur die stark veränderten Trümmer desselben.

Die Chemie wird vielleicht in absehbarer Zeit so weit fortgeschritten sein, dass sie Eiweisskörper durch Synthese künstlich darzustellen vermag. Einen Protoplasmakörper zu bilden, wäre dagegen ein ähnliches Beginnen, wie der Versuch Wagners, einen Homunculus in der Phiole auszukrystallisiren. Denn nach allen unseren Erfahrungen entstehen Protoplasmakörper auf keinem andern Wege als durch

Fortpflanzung aus vorhandenem Protoplasma; ihre heutige Organisation ist daher das Product einer ausserordentlich langen historischen Entwicklung.

Was für Substanzen jedem lebenden Protoplasma eigenthümlich sind, ist sehr schwer chemisch zu bestimmen. Denn abgesehen davon, dass schon jeder Eingriff den leicht zersetzbaren Körper wesentlich verändert, wird auch noch dadurch die Untersuchung erheblich erschwert, dass ausser dem Protoplasma in jeder Zelle Stoffwechselproducte der verschiedensten Art mit eingeschlossen sind, die sich nicht leicht absondern lassen. In dem complicirten Stoffgemenge legt man als eigentlichen Trägern der Lebensprocesse einen besonderen Werth den Proteinsubstanzen bei, den complicirtesten organischen Körpern, die es gibt, und über deren chemische Constitution die Analyse noch wenig sichere Aufschlüsse gegeben hat. Ihre complicirte Structur beruht in erster Linie auf den ganz aussergewöhnlichen, chemischen Eigenschaften des Kohlenstoffs (Haeckel II 15). In den Proteinsubstanzen haben sich dem Kohlenstoff 4 andere Elemente, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel beigesellt, in einem Verhältniss, welches man durch die Formel $C^{72}H^{106}N^{18}SO^{22}$ (Zusammensetzung eines Eiweissmolecüls) auszudrücken versucht hat (Nägeli II 28).

Unter den verschiedenen Arten der Proteinkörper (Albumine, Globuline, Fibrine, Plastine, Nucleine etc.) scheint für das Protoplasma besonders nur das Plastin charakteristisch zu sein, (Reinke II 32, Schwarz II 37, Zacharias II 44); dasselbe ist im Wasser und 10% Kochsalz und 10% schwefelsaurer Magnesia unlöslich; in verdünnter Essigsäure wird es gefällt, in concentrirter zur Aufquellung gebracht; in concentrirter Salzsäure wird es gefällt; es widersteht sowohl der Pepsin- als der Trypsinverdauung. Es färbt sich wenig oder gar nicht in basischen, dagegen in sauren Anilinfarben (Eosin und S-Fuchsin).

Daneben finden sich in geringerer Menge Globuline und Albumine, die auch in gelöstem Zustand im Zellsaft der Pflanzen vorkommen.

Das Protoplasma ist sehr reich an Wasser, welches, wie Sachs (II 33) bemerkt, zu seiner Molekularstructur in demselben Sinne gehört, wie z. B. das Krystallwasser zur Structur sehr vieler Krystalle nöthig ist, die ihre krystallinische Form durch Entziehung des Krystallwassers verlieren. An frischen Fruchtkörpern von Aethalium septicum fand Reinke (II 32) 71,6% Wasser und 28,4% bei 100 Grad getrocknete Substanz. 66% Flüssigkeit liess sich durch Auspressen erhalten.

Im Protoplasma kommen ferner stets eine Anzahl verschiedener Salze vor und bleiben bei der Verbrennung desselben als Asche zurück. Bei Aethalium septicum enthält die letztere an Grundstoffen Chlor, Schwefel, Phosphor, Kalium, Natrium, Magnesium, Calcium, Eisen.

Lebendes Protoplasma gibt eine deutlich alcalische Reaction; rothes Lackmuspapier, sowie ein im Braunkohl vorkommender, von Schwarz verwandter, rother Farbstoff wird blau. Es ist dies bei Pflanzen auch dann der Fall, wenn der Zellsaft wie gewöhnlich sauer reagirt. Die alkalische Reaction rührt nach den Untersuchungen von Schwarz (II 37) bei den Pflanzen von Alcali her, welches in dem lebenden Protoplasma an die Proteinkörper gebunden ist. Aethalium septicum entwickelt nach Reinke (II 32) in getrocknetem Zustande Ammoniak.

Ausserdem lassen sich im Protoplasma stets die verschiedensten Stoffwechselproducte nachweisen, welche theils der progressiven, theils der regressiven Metamorphose angehören. Sie zeigen im thierischen

und pflanzlichen Zellenkörper eine grosse Uebereinstimmung. Hier wie dort sind Pepsin, Diastase, Myosin, Sarkin, Glycogen, Zucker, Inosit, Dextrin, Cholestearin und Lecithin, Fette, Milchsäure, Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure etc. gefunden worden.

Als Beispiel für die quantitative Zusammensetzung einer Zelle einschliesslich ihres Kernes theilt Kossel (II. 35) in seinem Lehrbuch eine von Hoppe-Seyler ausgeführte Analyse der Eiterkörperchen mit. Nach derselben enthalten 100 Gewichtstheile organischer Substanz:

verschiedene Eiweissstoffe	13,762,
Nucleïn	34,257,
unlösliche Stoffe	20,566,
Lecithin } Fette }	14,383,
Cholestearin	7,400,
Cerebrin	5,199,
Extractivstoffe	4,433.

In der Asche fand sich Kalium, Natrium, Eisen, Magnesium, Calcium, Phosphorsäure und Chlor.

In physikalischer Hinsicht liess sich zuweilen an Protoplasmafäden, in denen die Bewegung vorwiegend in einer Richtung vor sich ging, Doppelbrechung beobachten und zwar so, dass die optische Axe mit der Bewegungsrichtung zusammenfiel (Engelmann).

d) Feinere Protoplasmastructur.

Es wurde oben das Protoplasma als ein Stoffgemenge bezeichnet, in welchem wir uns die kleinsten Theilchen zu einem complicirten Bau mit einander verbunden vorzustellen haben. In diesen Wunderbau hat die Forschung noch tiefer einzudringen versucht, theils auf speculativem Wege, theils mit Hülfe mikroskopischer Beobachtung.

In der ersten Richtung hat Nägeli höchst bedeutsame Gedanken entwickelt, die in einem besonderen Abschnitt über die „Molecularstructur organisirter Körper" ausführlicher dargestellt werden sollen.

In der zweiten Richtung sind in der Neuzeit zahlreiche Forscher, unter ihnen vor allen Dingen Frommann, Flemming, Bütschli und Altmann thätig gewesen. Zum Untersuchungsobject diente sowohl lebendes als auch durch geeignete Reagentien abgetödtetes Protoplasma, letzteres namentlich, nachdem durch verschiedene Färbemethoden kleinste Theilchen in ihm wahrnehmbar gemacht worden waren. So ist schon eine besondere, kleine Literatur über das Kapitel „Protoplasmastructur" entstanden.

Ausgehend davon, dass das Protoplasma ein Gemisch von einer kleinen Menge fester Substanzen mit reichlicher Flüssigkeit ist, welchem Umstand es seinen eigenthümlichen, weichflüssigen Aggregatzustand verdankt, könnte man die Frage aufwerfen, ob bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen es möglich ist, die festen Substanztheilchen von der zwischen ihnen enthaltenen Flüssigkeit optisch zu unterscheiden und in ihrer Anordnungsweise besondere Structuren zu erkennen. A priori braucht eine solche Unterscheidbarkeit nicht nothwendig zu sein, sofern die festen Substanztheilchen sehr klein sind oder in ihrem Lichtbrechungsvermögen von der Flüssigkeit nicht genügend verschieden sind. So nimmt in der später genauer auseinandergesetzten Micellartheorie

Nägeli (II. 28) eine gerüstförmige Anordnung der festen Substanztheilchen an, welche sich aber wegen der geringen Grösse der hypothetischen Micellen unserer Wahrnehmung entzieht. Mit einem Wort, es kann das Protoplasma eine sehr verwickelte Structur haben, trotzdem es uns optisch als ein homogener Körper erscheint. Mit der Bezeichnung homogenes Protoplasma ist also nicht nothwendiger Weise das Urtheil verknüpft, dass das Protoplasma einer besonderen Structur oder Organisation entbehre.

In der Neuzeit, wo die starken Oel-Immersionssysteme bei den Untersuchungen ausgiebiger benutzt werden, häufen sich immer mehr die Angaben, dass dem Protoplasma eine optisch wahrnehmbare Structur allgemein zukäme; doch weichen die einzelnen Mikroskopiker in ihren Urtheilen so wesentlich auseinander, dass eine Vermittelung zwischen ihnen nicht möglich ist.

Auf der Tagesordnung der wissenschaftlichen Discussion stehen augenblicklich wenigstens vier sich befehdende Lehren, welche als Gerüsttheorie, als Schaum- oder Wabentheorie, als Filartheorie und als Granulatheorie charakterisirt werden können.

Die Gerüsttheorie ist von Frommann (II. 14), Heitzmann (II. 17), Klein (II. 21), Leydig (II. 26), Schmitz (II. 36) u. A. aufgestellt worden. Nach ihr besteht das Protoplasma aus einem sehr feinen Netzwerk von Fibrillen oder Fäserchen, in dessen Lücken die Flüssigkeit enthalten ist. Es gleicht daher im Allgemeinen einem Schwamm, oder seine Structur ist, wie man sich kurz ausdrückt, eine spongiöse. Die im Körnerplasma sichtbaren Mikrosomen sind nichts Anderes als die Knotenpunkte des Netzes.

Bei einem Ueberblick über diese Literatur wird man finden, dass unter der Bezeichnung „spongiöser Bau des Protoplasma" zuweilen ganz heterogene Dinge zusammengeworfen worden sind. Theils beziehen sich die Beschreibungen auf gröbere Gerüstwerke, welche durch Einlagerung verschiedenartiger Stoffe in das Protoplasma, wie später noch ausführlicher besprochen werden wird, bedingt sind und daher nicht als eine dem Protoplasma als solchem anhaftende Structur bezeichnet und mit ihr zusammengeworfen werden dürfen. Dies gilt zum Beispiel für die Beschreibung der Becherzellen von List (II. 48, s. S. 31 Fig. 17). Theils sind netzförmige Structuren beschrieben und abgebildet worden, die, offenbar durch Gerinnung (durch einen Entmischungsvorgang) hervorgerufen, als Kunstproducte gedeutet werden müssen. Künstliche Gerüststructuren kann man sich z. B. leicht erzeugen, wenn man Eiweisslösungen oder Leimgallerte durch Zusatz von Chromsäure, Pikrinsäure oder Alkohol zur Gerinnung bringt. So zeichnet Heitzmann (II. 17) in sehr schematischer Weise in die verschiedensten Zellen des thierischen Körpers Netzwerke ein, welche dem wirklichen Zustand in keiner Weise entsprechen. Auch Bütschli bemerkt in seiner Literaturübersicht (II. 7 b pag. 113), „es sei überhaupt häufig recht schwierig zu entscheiden, ob die von früheren Beobachtern beschriebenen Netzstructuren eigentliche feinste Plasmastructuren seien oder ob sie auf gröberen Vacuolisationen beruhen. Da sich beide sehr ähnlich sehen, könne man hierüber nur auf Grund der Grössenverhältnisse ein einigermaassen gesichertes Urtheil gewinnen." Bütschli fand durchgängig, dass die Maschenweite der eigentlichen Plasmastructuren kaum 1 μ überschreitet.

Wenn somit gegen viele Angaben gerechte Zweifel erhoben werden

können, liegen anderen Beschreibungen (Frommann, Schmitz, Leydig etc.) wohl wirklich feinere Structuren des Zellkörpers zu Grunde.

In der Deutung der als Netzwerk beschriebenen Bilder nimmt Bütschli einen eigenen, von den genannten Forschern abweichenden Standpunkt ein, welcher ihn zur Aufstellung einer Schaum- oder Wabentheorie des Protoplasma (II. 7 a, 7 b) veranlasst hat.

Durch Vermischung von eingedicktem Olivenöl mit K^2CO^3 oder mit Kochsalz oder Rohrzucker gelang es ihm, feinste Schäume herzustellen, deren Grundmasse Oel ist, das von zahllosen, allseitig abgeschlossenen und von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Räumchen durchsetzt ist (Fig. 3). Der Durchmesser der letzteren bleibt bei sehr feinen mikroskopischen Schäumen in der Regel unter 0,001 mm. Die kleinen Räumchen, die sich Bienenwaben vergleichen lassen und die verschiedenartigsten Polyëder darstellen können, werden durch feinste, das Licht etwas stärker brechende Oellamellen von einander getrennt. In der Anordnung der Waben muss nach physikalischen Regeln stets die Bedingung erfüllt sein, dass immer nur 3 Lamellen in einer Kante zusammenstossen. Auf dem optischen Durchschnitt treffen daher in einem Knotenpunkte immer nur 3 Linien zusammen. Waren im Oel vor der Schaumbildung feine Russpartikelchen vertheilt, so sammeln sich dieselben in den Knotenpunkten des Wabenwerks an. An feinen Schäumen lässt sich endlich noch eine oberflächliche Schicht nachweisen, in welcher die kleinen Waben in besonders eigenthümlicher Weise angeordnet sind in der Weise, dass ihre an die Oberfläche stossenden Scheidewände aus Oel senkrecht zu dieser gerichtet und daher auf dem optischen Durchschnitt parallel zu einander gelagert sind. Bütschli unterscheidet dieselbe als eine Alveolarschicht (Fig. 3 *alv*).

Fig. 3. Optischer Durchschnitt der Randpartie eines aus Olivenöl und Kochsalz hergestellten Oelschaumtropfens mit sehr deutlicher und relativ hoher Alveolarschicht (*alv*).
Vergr. 1250. Nach Bütschli Taf. III, Fig. 4.

Genau denselben Bau glaubt nun Bütschli für das Protoplasma aller pflanzlichen und thierischen Zellen (Fig. 4 u. 5) auf Grund seiner Untersuchung lebender und mit Reagentien behandelter Objecte annehmen zu müssen. Den Oellamellen, welche im künstlichen Schaum die Flüssigkeitströpfchen trennen, entspricht ein plasmatisches Gerüst. Auch hier sind in den Knotenpunkten desselben die Körnchen (Mikrosomen) zusammengedrängt. Auch hier ist der Protoplasmakörper nach aussen häufig zu einer Alveolarschicht differenzirt. Das Bild, welches andere Forscher als Faden- und Netzwerk mit communicirenden, die Flüssigkeit bergenden Maschenräumen beschreiben, deutet Bütschli als Waben- und Schaumwerk mit allseitig abgeschlossenen Räumen; er bemerkt aber selbst zu dieser Deutung, dass bei der Kleinheit der in Frage stehenden Structuren nach dem mikroskopischen Bilde allein eine feste Entscheidung darüber, ob Netz- oder Wabenstructur vorliege, sich nicht treffen lasse (II. 7 b, pag. 140), denn „in beiden Fällen müsse das mikroskopische Bild dasselbe sein."

Soll nun bei der Deutung die Aehnlichkeit mit künstlich hergestellten Schäumen, durch welche sich schliesslich Bütschli in seinem Urtheil bestimmen lässt, den Ausschlag geben?

Hier möchte ich doch zwei Bedenken geltend machen: erstens das

Bedenken, dass für den Bau der Kernsubstanz, die ohne Zweifel dem Protoplasma in ihrer Organisation verwandt ist, die Wabentheorie nicht zutrifft. Denn während des Kerntheilungsprocesses treten mit grösster Deutlichkeit fädige Anordnungen in Form der Spindelfasern und Nucleïnfäden hervor, deren Existenz wohl von Niemand in Zweifel gezogen werden kann.

Das zweite Bedenken ist mehr theoretischer Natur:

Fig. 4.

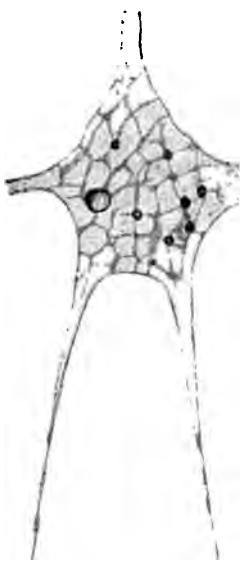


Fig. 5.

Fig. 4. Zwei lebende Plasmastränge aus den Haarzellen einer Malve. Etwa 3000fach vergr. Nach Bütschli Taf. II, Fig. 14.

Fig. 5. Schwimmhautartige Ausbreitung mit sehr deutlicher Structur aus dem Pseudopodiennetz einer Miliolide. Lebend etwa 3000fach vergr. Nach Bütschli Taf. II, Fig. 5.

Oellamellen bestehen aus einer Flüssigkeit, die mit Wasser nicht mischbar ist. Soll der Vergleich zwischen Schaumstructur und Protoplasmastructur auf etwas mehr als einer oberflächlichen Aehnlichkeit beruhen, so müssten die den Oellamellen verglichenen Plasmalamellen aus einer Eiweisslösung oder flüssigem Eiweiss zusammengesetzt sein. Diese Annahme trifft nicht zu, weil Eiweisslösung mit Wasser mischbar ist, also auch mit dem Wabeninhalt sich mischen müsste; Eiweissschäume müssten mit Luft hergestellt werden. Um diese Schwierigkeit zu umgehen, nimmt Bütschli als chemische Grundlage der Gerüstsubstanz des Protoplasma eine Flüssigkeit an, die aus einer Combination von eiweissartigen und von Fettsäuremolecülen hervorgegangen sei. (II. 7 b, pag. 199.) Diese Hülfsannahme dürfte, wie überhaupt die Annahme einer flüssigen Beschaffenheit der Gerüstsubstanz, wenig Beifall finden. Denn nach vielen Richtungen hin erscheint doch die theoretische Forderung eine wohlberechtigte, dass die Structurelemente des Protoplasma, mögen sie nun Fädchen eines Netzes oder Lamellen eines

Wabenwerks oder Körnchen oder sonst was sein, einen festen Aggregatzustand haben. Das Protoplasma ist kein Gemengsel zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten, wie Wasser und Oel, sondern besteht aus einer Verbindung fester, organischer Substanztheilchen mit reichlichem Wasser. Damit sind aber auch ganz andere physikalische Bedingungen gegeben (vergleiche den Abschnitt über Molecularstructur. S. 49).

Die dritte von den oben aufgeführten Lehren oder die Filartheorie ist an den Namen von Flemming (II. 10) geknüpft.

Bei der Untersuchung vieler Zellen im lebenden Zustand (Knorpel-, Leber-, Bindegewebs-, Ganglienzellen etc.) beobachtete Flemming im Protoplasma (Fig. 6) feinste Fädchen, die etwas stärker lichtbrechend sind, als die sie trennende Zwischensubstanz. In manchen Zellen sind die Fädchen kürzer, in anderen länger; bald sind sie spärlicher, bald reichlicher vorhanden. Ob sie von einander getrennt sind und durchweg an einander vorbeilaufen, oder ob sie sich zu einem Netz verbinden, konnte nicht bestimmt entschieden werden; wollte man sie sich aber auch zu einem Netz verbunden denken, so würden die Maschenräume sehr ungleich weit ausfallen. Flemming nimmt daher im Protoplasma zwei verschiedene Substanzen an, über deren chemische Natur und deren Aggregatzustand er sich nicht näher äussert: eine Fädchensubstanz und eine Zwischensubstanz, oder eine Filar- und Interfilarmasse. (Mitom und Paramitom.) Welche Bedeutung dieser Structur zukommt, worüber sich zur Zeit noch gar nichts aussagen lässt, muss der Zukunft anheimgegeben werden.

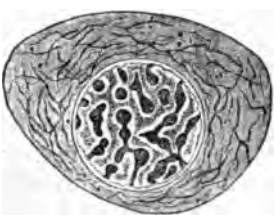


Fig. 6. Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve, stark vergrössert, mit deutlicher Filarsubstanz (nach Flemming). Aus Hatschek Fig. 2.

In dem Abschnitt „Protoplasmastructur" könnte auch auf die strahlige Anordnung des Protoplasma, wie sie auf gewissen Stadien der Kerntheilung vorübergehend beobachtet wird, oder auf das streifige Aussehen, welches das Protoplasma secretorischer Zellen so häufig zeigt, näher eingegangen werden. Da es sich aber hier um Structuren handelt, die durch besondere Verhältnisse verursacht werden, wollen wir erst an späterer Stelle auf sie zurückkommen.

In einer vierten Richtung endlich bewegen sich wieder die Bestrebungen Altmanns (II. 1), eine feinere Zusammensetzung des Protoplasma nachzuweisen (Granulatheorie). Dieser Forscher hat durch Ausbildung besonderer Methoden im Zellenleib kleinste Theilchen sichtbar gemacht, die er als Granula bezeichnet. Er conservirt die Organe in einem Gemisch von 5 % Lösung von Kaliumbichromat und von 2 %iger Ueberosmiumsäure und färbt die von ihnen angefertigten feinen Schnitte mit Säurefuchsin, wobei die Färbung durch alkoholische Pikrinsäurelösung schärfer differenzirt wird. In einer farblosen Grundsubstanz werden bei diesem Verfahren zahlreiche, kleinste, dunkelroth gefärbte Körnchen sichtbar gemacht, die entweder isolirt bald dichter, bald lockerer neben einander liegen oder in Reihen zu Fäden verbunden sind.

Altmann knüpft an diesen Nachweis eine weittragende Hypothese. Er erblickt in den Granula noch kleinere Elementarorganismen, aus denen die Zelle selbst wieder zusammengesetzt ist; er nennt sie die

Bioblasten, schreibt ihnen den Bau eines organisirten Krystalls zu und betrachtet sie für gleichwerthig den Mikroorganismen, die sich auch als Einzelelemente in Haufen zu einer Zoogloea oder der Reihe nach in Fäden anordnen. „Wie in der Zoogloea die einzelnen Individuen durch eine gallertartige Ausscheidungssubstanz ihres Körpers mit einander verbunden und zugleich von einander getrennt sind, so dürfte dies auch bei den Granulis der Zelle der Fall sein; auch hier werden wir in der Umgebung derselben nicht nur Wasser oder Salzlösung als vorhanden annehmen dürfen, sondern ebenfalls eine mehr gallertartige Substanz (Intergranularsubstanz), deren Consistenz in manchen Fällen bis an den flüssigen Zustand heranreichen, in andern aber ziemlich derb sein wird. Für den ersten Fall spricht die grosse Beweglichkeit, die manchem Protoplasma eigen ist. Häuft sich die Intergranularsubstanz irgendwo in der Zelle ohne Granula an, so vermag sie hier ein echtes Hyaloplasma zu bilden, welches frei von lebenden Elementen ist, darum auch den Namen eines Protoplasma nicht verdient."

Altmann definirt daher „das Protoplasma als eine Colonie von Bioblasten, deren einzelne Elemente, sei es nach Art der Zoogloea, sei es nach Art der Gliederfäden, gruppirt und durch eine indifferente Substanz verbunden sind". „Der Bioblast ist daher die gesuchte morphologische Einheit aller organisirten Materie, von welcher alle biologischen Erwägungen in letzter Instanz auszugehen haben." Doch ist der Bioblast der Zelle keines isolirten Lebens fähig, er stirbt mit der Zelle ab. In ihr aber, so nimmt Altmann an, vermehrt er sich nur durch Theilung. (Omne granulum e granulo.)

Gegen die Altmann'sche Hypothese, soweit sie sich auf Deutung beobachteter Verhältnisse bezieht, lassen sich manche Einwände erheben. 1. Die kleinsten Mikroorganismen einer Zoogloea sind durch vielfache Uebergänge in der Grösse mit grösseren Spross- und Hefepilzen verbunden, die ihrem Bau nach von Zellen nicht zu unterscheiden sind und daher nach Altmann auch Colonien von Bioblasten sein müssten. Auch hat Bütschli bei grösseren Mikroorganismen eine Sonderung in Kern und Protoplasma und damit die Uebereinstimmung im Bau mit anderen Zellen wahrscheinlich gemacht. Die Geisseln, die bei vielen Mikroorganismen nachgewiesen sind, müssen auch als Zellorgane gedeutet werden. 2. Ueber die Beschaffenheit und Aufgabe der Granula in der Zelle sind wir noch viel zu wenig aufgeklärt, als dass sich nur irgendwie die Schlussfolgerung rechtfertigen liesse, durch welche sie zu den eigentlichen Lebenselementen der Zelle erhoben werden. Durch die Altmann'sche Hypothese wird der Werth, welchen man den Zellsubstanzen bisher zuertheilt hat, vollständig umgekehrt. Altmann's Intergranularsubstanz, welche ihrem physiologischen Werth nach der Gallerte der Zoogloea gleich geschätzt wird, ist im Wesentlichen das Protoplasma der herrschenden Zellentheorie, also die Substanz, welche als die wichtigste Grundlage der Lebensprocesse betrachtet wird; die Granula dagegen gehören zum Theil wohl in die Kategorie der Protoplasmaeinschlüsse, denen man bisher eine minder bedeutungsvolle Rolle zuertheilt hat. So bezeichnet Altmann in der Pigmentzelle die Melaninkörnchen als die Bioblasten, das sie verbindende Protoplasma als Intergranularsubstanz. Ebenso kehrt Altmann beim Kern, wie bei der Beschreibung desselben hervorgehoben werden wird, den physiologischen Werth der Substanzen vollständig um, indem seine Granula im Kernsaft enthalten sind, die Intergranularsubstanz aber dem chromatinhaltigen Kernnetz entspricht.

Mit dem Worte Granula hat nach unserer Auffassung Altmann Gebilde von sehr verschiedenem morphologischen Werth, die zum Theil in die Kategorie der Protoplasmaprodukte gehören, zusammengefasst. Ihre Untersuchung durch neue Methoden zugänglicher gemacht zu haben, wird das Hauptverdienst der auf sie bezüglichen Arbeiten von Altmann bleiben, während die auf sie gegründete Bioblastentheorie sich wenig Anhänger erworben haben dürfte. (Man vergleiche auch den Schluss des neunten Capitels.)

e) Gleichartigkeit des Protoplasma als Substanz, Verschiedenheit der Zellkörper.

Im ganzen Organismenreich tritt uns das Protoplasma als eine im Wesentlichen gleichartig aussehende Substanz entgegen. Mit unseren jetzigen Untersuchungsmitteln sind wir nicht in der Lage, zwischen dem Protoplasma einer thierischen Zelle oder einer Pflanzenzelle oder eines einzelligen Organismus irgend welche durchgreifende Unterschiede ausfindig zu machen. Diese Gleichartigkeit ist naturgemäss nur eine scheinbare, nur eine auf der Unzulänglichkeit der Untersuchung beruhende. Denn da in jedem Organismus der Lebensprocess sich in einer ihm eigenthümlichen Weise abspielt, das Protoplasma aber, abgesehen vom Kern, der hauptsächliche Sitz der einzelnen Lebensprocesse ist, so müssen Verschiedenheiten derselben auch in Verschiedenheiten der stofflichen Grundlage, also des Protoplasmas, begründet sein. Wir müssen also zwischen dem Protoplasma der verschiedenen Organismen Unterschiede in der stofflichen Zusammensetzung und in der Structur in der Theorie voraussetzen. Wahrscheinlich liegen aber diese wichtigen Unterschiede schon auf molecularem Gebiete.

Trotz gleichartigen Aussehens des Protoplasma können dagegen die einzelnen Zellkörper, von denen das Protoplasma ja nur einen grösseren oder geringeren Bestandtheil ausmacht, als Ganzes genommen sehr verschiedenartige Anblicke darbieten. Theils rührt dies von der äusseren Form, hauptsächlich aber davon her, dass in das Protoplasma bald diese, bald jene Stoffe in einer von ihm unterscheidbaren Weise abgelagert sind. Zuweilen kann dies in solcher Masse geschehen, dass der ganze Zellkörper fast allein aus solchen, dem Protoplasma in anderen Fällen fehlenden Stoffen zu bestehen scheint. Denken wir uns die letzteren entfernt, so entstehen naturgemäss in dem Zellkörper zahlreiche grössere und kleinere Lücken, zwischen denen die protoplasmatische Grundlage der Zelle als ein zuweilen ausserordentlich feines Fach- und Gerüstwerk zu Tage tritt. Dieses darf nicht, wie schon hervorgehoben wurde (S. 18), mit der netzförmigen Anordnung verwechselt werden, welche nach der Annahme mancher Forscher der protoplasmatischen Substanz als solcher zukommen soll und im Capitel „Protoplasmastructur" besprochen wurde.

Man hat für die im Protoplasma eingeschlossenen Substanzen die Namen Deutoplasma (van Beneden) oder Paraplasma (Kupffer II. 24) vorgeschlagen. Da man aber mit dem Wort Plasma doch immer die Vorstellung einer Eiweisssubstanz verbindet, die Einschlüsse aber auch aus Fett, Kohlenhydraten, Saft und manchem Anderen bestehen können, dürfte sich der Gebrauch jener beiden Bezeichnungen nicht empfehlen, und es ist besser, anstatt dessen entweder allgemein von inneren Plasmaproducten und Zelleinschlüssen oder, je nach ihrer Bedeutung, von Reserve- und Secretstoffen oder speciell von

Dotterplättchen, Fetttropfen, Stärkekörnern, Pigmentkörnchen etc. zu reden.

Zwischen dem Protoplasma und den Substanzen, die als Zelleinschlüsse zusammengefasst werden können, besteht ein ähnlicher Unterschied, wie zwischen den Stoffen, die die Organe unseres Körpers ausmachen, und den Stoffen, die erstens als Nahrung in unseren Körper aufgenommen werden und zweitens in flüssigem Zustande als Ernährungssaft durch alle Organe circuliren. Die ersteren, welche vom jeweiligen Ernährungszustand des Körpers weniger abhängig und geringerem Wechsel unterworfen sind, nennt man in der Physiologie Dauerstoffe, die letzteren Verbrauchsstoffe. Dieselbe Unterscheidung ist auch für die den Zellkörper zusammensetzenden Substanzen anwendbar. Das Protoplasma ist ein Dauerstoff, dagegen die in ihm eingeschlossenen Substanzen seine Verbrauchsstoffe.

f) Verschiedene Beispiele für den Bau des Zellkörpers.

Nach der vorausgegangenen Orientirung über die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Zellkörpers sollen einige besonders prägnante Beispiele dazu dienen, das im Allgemeinen Ausgeführte noch anschaulicher zu machen. Zu dem Zwecke vergleichen wir niedere einzellige Organismen, pflanzliche und thierische Zellen und wählen zunächst solche Beispiele, bei denen der Körper fast ausschliesslich aus Protoplasma besteht, und zweitens Beispiele, in denen der Zellkörper mit diesen oder jenen Einschlüssen beladen und dadurch in seinem Aussehen erheblicher verändert ist.

Wichtige Objecte für das Studium des Zellkörpers bilden im Wasser und in feuchter Erde lebende, einzellige Organismen, wie Amöben, Schleimpilze und Rhizopoden, ferner Lymphkörperchen und weisse Blutkörperchen der Wirbelthiere, junge Pflanzenzellen.

1) Zellen, deren Körper fast ausschliesslich aus Protoplasma besteht.

Eine Amöbe (Fig. 7) ist ein kleines Klümpchen von Protoplasma, das gewöhnlich an seiner Oberfläche einige kurze, lappige Fortsätze (Pseudopodien oder Scheinfüsschen) nach aussen hervorstreckt. Der Körper ist vollständig nackt, das heisst, er ist gegen die umgebenden Medien nicht durch eine besondere dünne Hülle oder Membran abgegrenzt; nur ist die oberflächlichste Schicht des Protoplasma (Hautschicht) *(ek)* frei von Körnchen und daher glasartig durchsichtig, in grösserer Ausdehnung namentlich an den lappigen Scheinfüsschen; unter dem Hautplasma folgt das dunklere und flüssigere Körnerplasma *(en)*, in welchem auch der bläschenförmige Zellenkern *(n)* eingeschlossen ist.

Grosse Aehnlichkeit mit einer Amöbe zeigen die weissen Blutkörperchen und die Lymphkörperchen der Wirbelthiere, nur dass sie sehr viel kleiner sind. (Fig. 8.) Frisch dem lebenden Thiere entnommen, stellen sie mehr oder minder runde Protoplasmaklümpchen dar mit einer kaum wahrnehmbaren hyalinen Hautschicht und einer körnigen Innenmasse, in deren Mitte der Kern im frischen Zustand nur undeutlich, oft gar nicht wahrzunehmen ist. Nach einiger Zeit streckt das Körperchen den Scheinfüsschen der Amöben vergleichbare Fortsätze an seiner Oberfläche hervor.

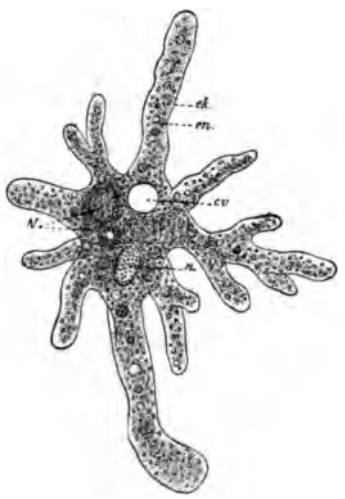


Fig. 7.

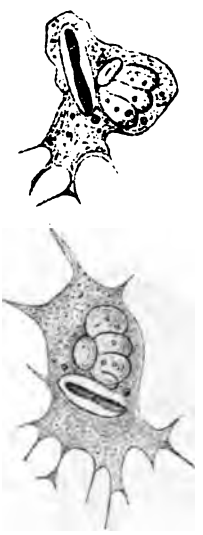


Fig. 8.

Fig. 7. Amöba proteus. Nach Leidy. Aus R. Hertwig Fig. 16. *n.* Kern. *cv.* Contractile Vacuole. *N.* Nahrungsballen. *em.* Körnerplasma. *ek.* Hautplasma.

Fig. 8. Ein Leukocyt des Frosches, in dem ein Bakterium eingeschlossen ist und verdaut wird. Das Bakterium durch Vesuvin gefärbt. Die beiden Figuren repräsentiren 2 Stadien der Bewegung ein- und derselben Zelle. Nach Metschnikoff Fig. 54.

Unter sehr abweichender Form erscheint dagegen der gleichfalls nackte Protoplasmakörper der Myxomyceten oder Rhizopoden. Der bei uns bekannteste Schleimpilz, welcher die Lohblüthe bildet, das Aethalium septicum, überzieht während seines vegetativen Zustandes als zusammenhängende dünne Protoplasmaschicht (Plasmodium) die Oberfläche der Gerberlohe in grosser Ausdehnung.

Ein ihm verwandter Schleimpilz ist das Chondrioderma, von welchem ein kleines Stück des Randes in Fig. 9 abgebildet ist.

Nach dem Rande zu löst sich das Plasmodium in zahlreiche Protoplasmafäden auf, die theils dicker, theils ungemein fein sind und sich unter einander zu einem zierlichen Netzwerk verbinden. Auch hier lassen dickere Fäden eine dünne Schicht von homogenem Hautplasma und darin eingeschlossenem Körnerplasma erkennen, während an den feineren Fäden eine solche Unterscheidung nicht möglich ist. In der zuweilen sehr umfangreichen Protoplasmamasse finden sich sehr zahlreiche, kleinste Zellkerne überall vertheilt.

Unter den Rhizopoden, welche in sehr verschiedenen Arten im süssen und salzigen

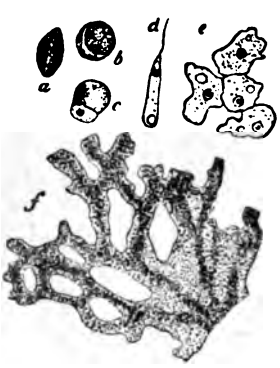


Fig. 9. Chondrioderma difforme. Nach Strasburger.

f Theil eines älteren Plasmodiums. *a* trockene Spore. *b* Dieselbe im Wasser quellend. *c* Spore mit austretendem Inhalt. *d* Zoospore. *e* aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern u. contractile Vacuolen zu sehen.)

Wasser vorkommen, ist ein durch Max Schultze's Untersuchungen (I. 29) besonders berühmt gewordenes Object, die Gromia oviformis (Fig. 10). Der körnige, mit einigen kleinen Zellkernen versehene Protoplasmakörper füllt theils ein ovales Gehäuse aus, das an einem Pol eine weite Oeffnung trägt, theils dringt es an letzterer nach aussen hervor und überzieht die Oberfläche des Gehäuses in dünner Schicht. War der Organismus nicht gestört worden, so strahlen vom herausgetretenen Protoplasma feinste Fädchen (Pseudopodien) oft von erstaunlicher Länge nach allen Richtungen in's Wasser aus; manche gabeln sich, andere lösen sich in zahlreichere Fädchen auf oder sendeu Seitenzweige ab, durch welche sie sich mit benachbarten Pseudopodien verbinden.

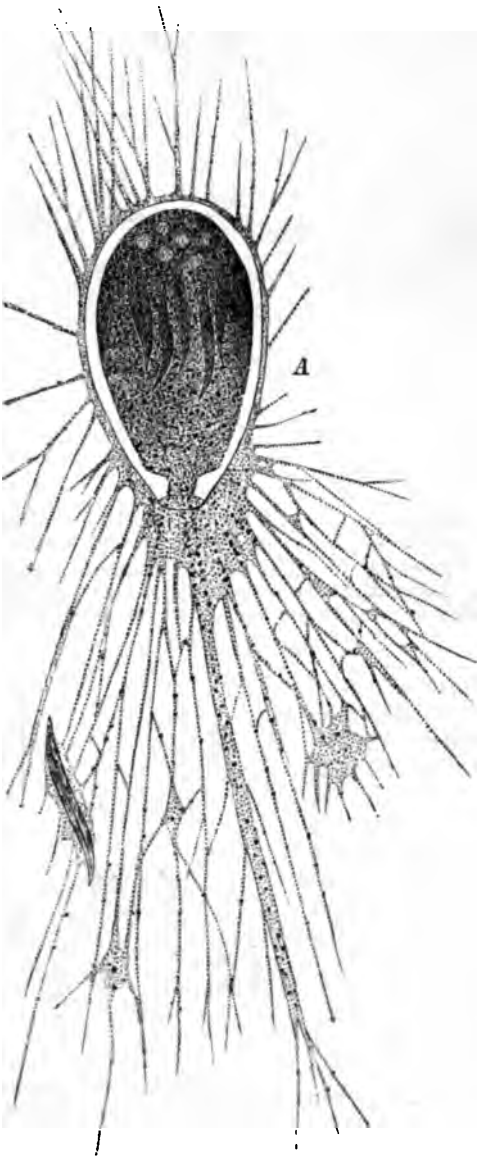


Fig. 10. Gromia oviformis. Nach M. Schultze.

Die so eigenthümliche Körpersubstanz der eben beschriebenen niedersten Organismen wurde von Dujardin als Sarcode bezeichnet, da sie wie die Muskelsubstanz höherer Thiere Bewegungen ausführen kann. Unter dem Eindruck der Schleiden-Schwann'schen Zellentheorie suchte man an der Sarcode eine Zusammensetzung aus kleinsten Zellen nachzuweisen und in dieser Weise die Sarcodeorganismen dem Zellenschema zu unterwerfen, bis in ganz anderer Richtung die Lösung gefunden wurde. Forscher wie Cohn (I. 7), Unger verglichen zuerst die Sarcode wegen der Gleichartigkeit ihrer Lebenserscheinungen dem protoplasmatischen Inhalt einer Pflanzenzelle. Durch Max Schultze (I. 29), de Bary (I. 2) und Haeckel (I. 10) wurde die Identität von Sarcode und Protoplasma der thierischen und pflanzlichen Zellen über allen Zweifel festgestellt und namentlich von dem erstgenannten Forscher zu der oben schon beschriebenen Reform der Zellentheorie und zur Begründung seiner Protoplasmatheorie (siehe S. 7) benutzt.

In den Amöben, Lymphzellen, Schleimpilzen und Rhizopoden lernten wir nackte Zellkörper kennen; bei Pflanzen und Thieren dagegen sind die Zellkörper, bei ersteren fast stets, bei letzteren sehr häufig in eine deutlich unterscheidbare, zuweilen sehr dicke und feste Substanz (Membran, Intercellularsubstanz) eingehüllt und stellen dann mit ihr zusammen ein Kämmerchen oder eine Zelle in des Wortes eigentlichster Bedeutung dar. Als Beispiele dienen junge Zellen aus der Nähe des Vegetationspunktes einer Pflanze und Knorpelzellen einer Salamanderlarve.

An den Vegetationspunkten der Pflanzen (Fig. 12 *A*) sind die Zellen, die sich hier lebhaft vermehren, sehr klein und thierischen Zellen sehr ähnlich. Sie werden von einander nur durch sehr dünne Cellulosewände abgegrenzt. Die kleinen Hohlräume werden vollständig vom Zellkörper ausgefüllt, der, vom Kern und von Chlorophyllbildern abgesehen, nur aus feinkörnigem Protoplasma besteht.

Fig. 11. Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve, stark vergrössert, mit deutlicher Filarsubstanz (nach Flemming). Aus Hatschek Fig. 2.

Die Knorpelzellen junger Salamanderlarven empfiehlt Flemming als das sicherste und beste Object, an welchem sich Protoplasmastructuren im lebenden Zustand studiren lassen. Der Zellkörper, welcher während des Lebens wie bei den jungen Pflanzenzellen die Höhle im Innern der Knorpelgrundsubstanz ganz ausfüllt, ist „von ziemlich stark lichtbrechenden Fäden von weniger als 1 μ Durchmesser und gewundenem Verlauf durchzogen; sie sind meist um den Kern dichter angeordnet und zugleich mehr wellig verschlungen; die Peripherie der Zellen wird bald von Fäden ganz oder fast freigelassen, bald auch nicht, zuweilen sind sie hier selbst recht dicht."

2) Zellkörper, die in ihrem Protoplasma zahlreiche und verschiedene Einschlüsse enthalten.

Bei Pflanzen und einzelligen Organismen schliesst das Protoplasma sehr häufig Flüssigkeitstropfen ein, in denen Salze, Zucker und Albuminate in gelöstem Zustand (circulirendes Eiweiss) enthalten sind. Je mehr wir uns von den Vegetationspunkten einer Pflanze, wo die oben beschriebenen kleinsten, rein protoplasmatischen Elementartheile angehäuft sind, weiter entfernen (Fig. 12 *A*), um so mehr vergrössern sich unter beträchtlicher Verdickung der Cellulosemembran die einzelnen Zellkammern *(C)* und erreichen oft mehr als das 100fache ihrer ursprünglichen Grösse. Dieses Wachsthum beruht indessen zum kleinsten Theile auf einer erheblichen Vermehrung des Protoplasmakörpers. Nie wird man den Raum einer so grossen Pflanzenzelle ausschliesslich von körnig-schleimiger Substanz ausgefüllt sehen. Die Vergrösserung der Zelle wird vielmehr hauptsächlich dadurch herbeigeführt, dass der ursprünglich kleine Protoplasmakörper an der Vegetationsspitze Flüssigkeit aufnimmt und als Zellsaft in seinem Innern in kleinen Hohlräumen, den Vacuolen, abscheidet. Er gewinnt dadurch ein schaumiges Aussehen (Fig. 12 *B*, *s*).

Von einer Protoplasmaanhäufung, in welcher der Kern liegt, gehen dickere und feinere Protoplasmahäutchen aus, welche als Scheidewände die einzelnen Safträume von einander trennen und sich an der Oberfläche zu einer zusammenhängenden Wandschicht (Primordialschlauch)

verbinden, welche sich der Innenfläche der vergrösserten und durch Wachsthum verdickten Cellulosemembran *(h)* anschmiegt.

Hiervon lassen sich zwei verschiedene Zustände ableiten, welche die ausgewachsene Pflanzenzelle darbietet. Durch weitere Vermehrung des Zellsaftes werden die Vacuolen vergrössert und die Scheidewände verdünnt. Letztere reissen endlich theilweise ein, so dass die einzelnen Safträume sich durch Oeffnungen in Verbindung setzen und einen einzigen zusammenhängenden Saftraum bilden. Der Protoplasmakörper hat sich mithin jetzt umgewandelt in eine ziemlich dünne, der Cellulosemembran anliegende Schicht und mehr oder minder zahlreiche Protoplasmabalken und Fäden, welche den einheitlichen grossen Flüssigkeitsraum durchsetzen. (Fig. 12 *C* rechts u. Fig. 13.) In anderen Fällen endlich sind auch diese Protoplasmabalken im Innern der Zelle geschwunden. Der Protoplasmakörper besteht dann einzig und allein noch aus einem dünnen

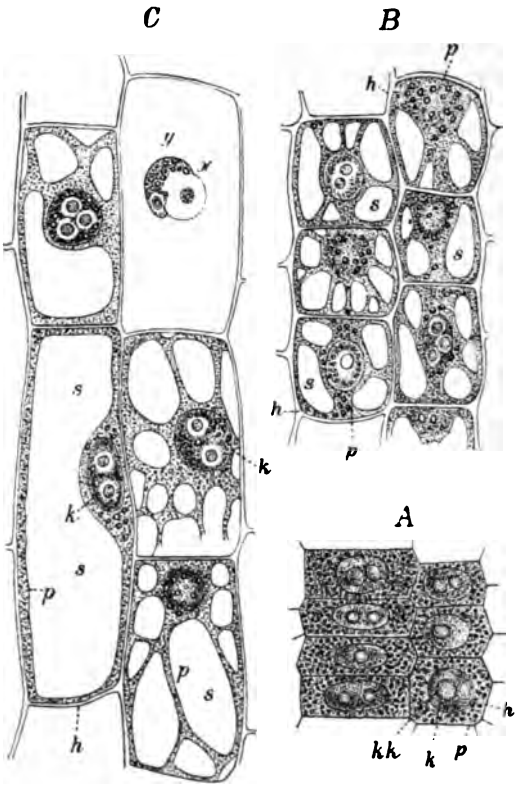


Fig. 12. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrösserung. Nach Sachs (II 33) Fig. 75. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*). *k* Kern. *kk* Kernkörper. *h* Membran.

Schlauch, welcher die Innenfläche des Kämmerchens, um einen Ausdruck von Sachs (II. 33) zu gebrauchen, wie eine Tapete die Zimmerwand bedeckt und einen einzigen grossen Saftraum einschliesst. (Fig. 12 *C* links untere Zelle u. Fig. 59.) In sehr grossen Zellen ist dieser Schlauch zuweilen so dünn, dass man ihn, vom Zellkern abgesehen, selbst bei starker Vergrösserung kaum wahrnimmt und dass man, um ihn klar zur Anschauung zu bringen, besondere Untersuchungsmethoden anwenden muss.

Das sind die Elementartheile, an deren Studium sich die älteren Forscher wie Treviranus, Schleiden und Schwann ihre Vorstellung vom Wesen der Zelle gebildet hatten. Kein Wunder daher, wenn sie in der Zellenmembran und dem Kern die wesentlichen Zellentheile erblickten, die Bedeutung des Protoplasma aber ganz übersahen. Dass letzteres auch in der Pflanzenzelle der eigentliche lebende Körper ist und ohne Zusammenhang mit der Membran zu leben vermag, ist durch folgende Beobachtung, die in der Geschichte der Zellentheorie eine grosse Rolle gespielt hat (I. 7), über jeden Zweifel sicher zu stellen. Bei vielen Algen (Oedogonium, Fig. 14) löst sich der gesammte Protoplasmakörper zur Zeit der Fortpflanzung von der Cellulosewand ab, zieht sich unter Auspressung von Flüssigkeit zu einem geringeren Volumen zusammen,

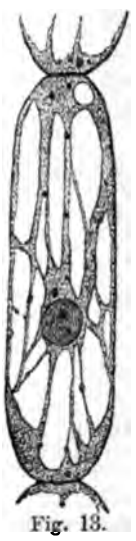


Fig. 13.

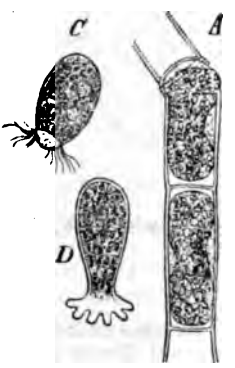


Fig. 14.

Fig. 13. Eine Zelle aus einem Staubfadenhaar von Tradescantia virginica. Vergr. 240. Nach Strasburger, Botanisches Praktikum Fig. 23.

Fig. 14. Oedogonium in Zoosporenbildung. Nach Sachs. Aus R. Hertwig, Zoologie Fig. 110. *A* ein Stück des Algenfadens mit ausschlüpfendem Zellinhalt. *C* aus dem Inhalt hervorgegangene Zoospore. *D* Zoospore festsitzend in Keimung.

so dass er den Kammerraum nicht mehr ganz ausfüllt, und bildet eine bald kugelig, bald oval gestaltete nackte Schwärmspore *(A)*. Diese sprengt nach einiger Zeit ihre alte Hülle, schlüpft durch die entstandene Oeffnung ins Freie und bewegt sich im Wasser mit Wimpern *(C)*, die sie auf ihrer Oberfläche hervorgetrieben hat, ziemlich geschwind fort, um nach einiger Zeit zur Ruhe zu kommen *(D)* und auf ihrer Oberfläche eine neue zarte Membran auszuscheiden. So hat die Natur selbst uns den besten Beweis geliefert, dass der Protoplasmakörper an sich der eigentliche lebendige Elementarorganismus ist.

Eine ebenso reiche Vacuolenbildung und Saftabscheidung, wie sie sich in Pflanzenzellen findet, zeigt uns zuweilen auch das hüllenlose Protoplasma niederer, einzelliger Organismen, namentlich einzelner Rhizopoden und Radiolarien. So bietet uns der in Figur 15 dargestellte Körper eines Actinosphärium ein völlig schaumiges Aussehen dar, ähnlich einem durch Schlagen hergestellten feinen Eiweiss- oder Seifenschaum. Zahllose kleinere und grössere, mit Flüssigkeit erfüllte Vacuolen durchsetzen den ganzen Körper und sind nur durch feine, zuweilen kaum messbar dicke Scheidewände von Protoplasma getrennt, das aus einer homogenen Grundsubstanz mit eingebetteten Körnchen besteht.

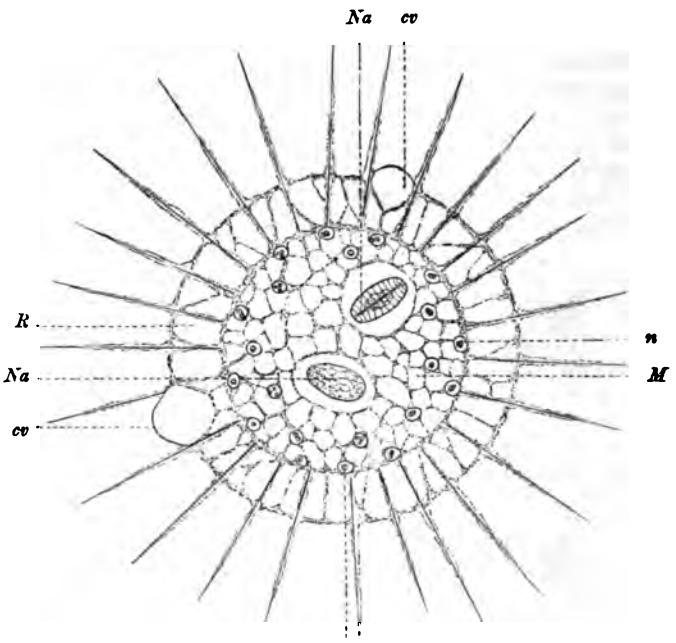


Fig. 15. Actinosphärium Eichhorni. Nach R. Hertwig, Zoologie Fig. 117. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit contractilen Vacuolen (*cv*), *Na* Nahrungskörper.

Durch die Vacuolenbildung wird der Protoplasmakörper aufgelockert und werden Flächen in ihm geschaffen, an denen die Protoplasmatheilchen in unmittelbare Wechselwirkung zu der in den Vacuolen enthaltenen Nährlösung treten können. Durch die ganze Einrichtung wird offenbar die Stoffaufnahme und Abgabe ungemein erleichtert. Sie kann als innere Oberflächenvergrösserung der äusseren Oberflächenvergrösserung gegenübergestellt werden, welche sich uns in der Bildung reichverzweigter Pseudopodien (Fig. 10) darbietet und wohl dem gleichen Zwecke dient.

Im Gegensatz zu den pflanzlichen Zellen findet in den thierischen Elementartheilen Vacuolenbildung und Saftausscheidung ausserordentlich selten, wie z. B. in den Chordazellen, statt; dagegen werden hier häufiger Einschlüsse gebildet, die einen gequollenen oder festen Aggregatzustand darbieten, Glycogen- und Schleimtropfen, Fettkugeln, Eiweissschollen etc. Wenn dieselben sehr reichlich und zahlreich entwickelt sind, so kann

im Zellkörper das Protoplasma auch zu einem Schaumwerk, wie bei einem Actinosphärium (Fig. 15) oder einem Netzwerk, wie in der Tradescantiazelle (Fig. 13) umgewandelt sein, nur dass die Zwischenräume anstatt mit Saft mit dichteren Substanzen erfüllt sind.

Die schönsten Beispiele bieten uns manche Arten thierischer Eizellen. Die ganz ausserordentliche Grösse, welche dieselben in manchen Fällen erreichen, beruht weniger auf einer Zunahme von Protoplasma, als vielmehr auf einer Ablagerung chemisch sehr verschiedenartiger, bald geformter, bald ungeformter Reservestoffe, die für spätere Verwerthung im Stoffwechsel der Zelle bestimmt sind. Oft scheint die Eizelle fast ganz aus ihnen zu bestehen. Das Protoplasma füllt nur die kleinen Lücken zwischen ihnen aus, wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks (Fig. 16); auf dem Durchschnitt durch ein Ei erscheint es als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und grösseren Maschen die Reservestoffe liegen. Nur an der Oberfläche des Eies und in der Umgebung des Keimbläschens findet sich Protoplasma als eine dickere, zusammenhängende Schicht.

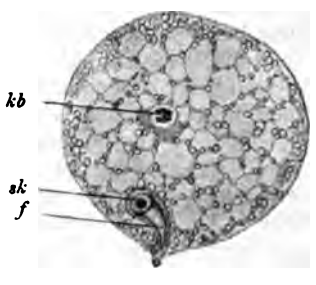


Fig. 16.

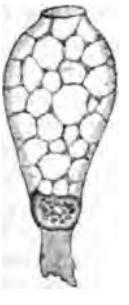


Fig. 17.

Fig. 16. Eben befruchtetes Ei von Ascaris megalocephala. Nach VAN BENEDEN. Aus O. HERTWIG Fig. 22. *sk* Eingedrungener Samenkörper mit dem Samenkern. *f* Fettglänzende Substanz des Samenkörpers. *kb* Keimbläschen.

Fig. 17. Becherzelle aus dem Blasenepithel von Squatina vulgaris, in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet. Nach LIST Taf. I, Fig. 9.

Ein zweites Beispiel eines schönen, durch Stoffeinlagerung hervorgerufenen, protoplasmatischen Gerüstwerks bieten uns die Schleimzellen der Wirbelthiere (Fig. 17) und wirbellosen Thiere dar. Sie lassen einen der Epitheloberfläche zugewandten, ausgeweiteten und einen engeren, basalen Abschnitt unterscheiden. Der erstere besteht hauptsächlich aus homogener, glänzender Secretmasse, der mucigenen Substanz, die aus dem Becher durch eine kleine Oeffnung am freien Ende desselben zeitweise entleert und in Schleim umgewandelt wird. Das Protoplasma durchsetzt in feinen Fäden, die sich zu einem weitmaschigen Netzwerk verbinden, die Secretmasse und bildet nur im Fusstheil der Zelle einen compacteren Körper, in welchem dann auch der Kern eingeschlossen ist.

II. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Zellenkerns. (Nucleus.)

Ebenso wichtig wie das Protoplasma ist für das Wesen der Zelle der Zellenkern; derselbe wurde 1833 von Robert Brown (I. 5) in Pflanzen-

zellen zuerst entdeckt; bald darauf machten ihn Schleiden (I. 28) und Schwann (I. 31) zum Mittelpunkt ihrer Theorie der Zellenbildung. Dann trat das Studium des Zellenkerns eine Zeit lang in den Hintergrund, als man mit den interessanten Lebenserscheinungen des Protoplasma näher bekannt wurde. Erst im Laufe der letzten 20 Jahre ist eine Entdeckung der andern auf dem Gebiet der Kernlehre gefolgt und hat das vernachlässigte Gebilde dem Protoplasmakörper des Elementarorganismus als gleichwerthig erscheinen lassen.

In der Geschichte des Zellenkerns lässt sich eine gewisse Analogie mit der Geschichte der Zellentheorie nicht verkennen. Auch den Zellenkern fasste man zuerst als ein Bläschen, ja geradezu als eine kleinere Zelle in der grösseren Zelle auf. Wie man dann in der Zelle das Protoplasma als die lebensthätige Substanz beurtheilen lernte, so sah man später auch beim Kern ein, dass die Form des Bläschens etwas Nebensächliches sei, dass die Lebensthätigkeit des Kerns vielmehr an gewisse Substanzen gebunden ist, die im Kernraum enthalten sind und uns in sehr verschiedener Anordnung im ruhenden und thätigen Zustand entgegentreten können.

Richard Hertwig (II. 18) hat diesen Gesichtspunkt in einer kleinen Abhandlung „Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen" zuerst klar ausgesprochen in den Worten: „Als den wichtigsten Punkt für eine einheitliche Beurtheilung der verschiedenen Kernformen muss ich gleich am Anfang meiner Betrachtungen hervorheben, dass sich bei allen Kernen eine gewisse stoffliche Uebereinstimmung erkennen lässt. Ob wir nun Zellkerne von Thieren, Pflanzen oder Protisten untersuchen mögen, stets finden wir, dass sie mehr oder minder von einer Substanz gebildet werden, welche ich im Anschluss an frühere Autoren als „Kernsubstanz" (Nucleïn) bezeichnen werde. Von der Charakteristik dieser Substanz müssen wir ausgehen, ebenso wie derjenige, welcher das Wesentliche der Zelle schildern will, zunächst mit der Zellsubstanz oder dem Protoplasma beginnen muss."

Wir definiren daher jetzt den Kern nicht mehr im Sinne von Schleiden und Schwann als ein kleines Bläschen in der Zelle, sondern als ein vom Protoplasma unterschiedenes und in gewissem Grade abgesondertes Quantum eigenthümlicher Kernsubstanzen, welche in sehr verschiedenartigen Formzuständen sowohl im ruhenden, als auch im activen Zustand bei der Theilung auftreten können.

Wir betrachten nach einander die Form, die Grösse und die Zahl der Kerne in einer Zelle, alsdann die im Kern enthaltenen Substanzen und ihre verschiedenartige Anordnungsweise (die Kernstructur).

a) Form, Grösse und Zahl der Kerne.

Gewöhnlich erscheint uns der Kern in pflanzlichen und thierischen Zellen als ein mitten in der Zelle gelegener, kugeliger oder ovaler Körper (Fig. 1, 2, 6, 16). Da derselbe häufig reicher an Flüssigkeit ist, als das Protoplasma, lässt er sich von letzterem auch in dem lebenden Object als ein heller, matt contourirter Fleck, als ein Bläschen oder als Vacuole unterscheiden. Das ist aber nicht immer der Fall. An vielen Objecten, Lymphkörperchen, Zellen der Hornhaut, Epithelzellen der Kiemenblättchen von Salamanderlarven ist der Kern im lebenden Zustand nicht zu beobachten, wird aber sofort beim Absterben der Zelle oder

bei Zusatz von destillirtem Wasser oder von verdünnten Säuren in Folge eintretender Gerinnung deutlich.

Bei manchen Zellarten und niederen Organismen bietet uns der Kern sehr abweichende Formen dar. Bald bildet er ein Hufeisen (manche Infusorien), bald einen langen, mehr oder minder gewundenen Strang (Vorticellen), bald ist er ein reich verästelter Körper, der die Zelle nach den verschiedensten Richtungen durchsetzt (Fig. 18 B u. C). Letztere Kernform kommt namentlich in den grossen Drüsenzellen vieler Insecten vor (in den Malpighi'schen Röhren, Spinn- und Speicheldrüsen etc.), ebenso in Drüsenzellen von Phronima, einer Crustacee.

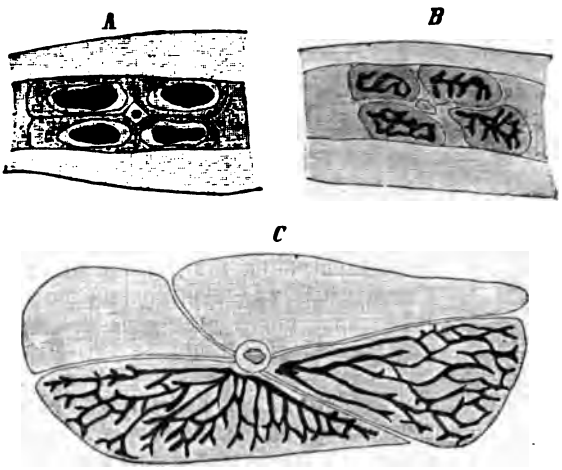


Fig. 18. Nach Paul Mayer. Aus Korschelt Fig. 12.
A Ein Stück vom siebenten Bein einer jungen Phronima von 5 mm Länge. Vergr. 90. *B* Ein Stück des sechsten Beines einer halb erwachsenen Phronimella. Vergr. 90. *C* Eine Zellgruppe der Drüse im sechsten Bein von Phronimella. Nur in zwei Zellen ist der Kern eingezeichnet. Vergr. 90.

Die Grösse, welche ein Kern erreicht, steht in der Regel in einer gewissen Proportion zu der Grösse des ihn umhüllenden Protoplasmakörpers. Je grösser dieser ist, um so grösser ist der Kern. So finden sich in den grossen Ganglienzellen der Spinalknoten auffallend grosse, bläschenförmige Kerne. Ganz riesige Dimensionen aber erreichen dieselben in unreifen Eizellen und zwar in einem ihrer Grösse entsprechenden Maassstabe. Aus unreifen Eiern von Fischen, Amphibien und Reptilien lassen sich in Folge dessen die Kerne mit Nadeln leicht herauspräpariren und vollständig isoliren, wobei sie mit unbewaffnetem Auge als kleine Punkte erkennbar sind. Doch sind Ausnahmen von der Regel hervorzuheben. Denn dieselben Eier, welche im unreifen Zustand so ansehnliche Kerne beherbergen, enthalten im reifen und im befruchteten Zustand einen so winzigen Kern, dass sein Nachweis mit den allergrössten Schwierigkeiten verbunden ist.

Niederste Organismen besitzen, wenn sie von beträchtlicher Grösse sind, häufig einen einzigen grossen Kern; derselbe erreicht ganz riesige Dimensionen im Binnenbläschen vieler Radiolarien.

Was die Zahlenverhältnisse endlich betrifft, so ist bei Pflanzen und Thieren das gewöhnliche, dass in jeder Zelle nur ein Kern vorhanden ist. Einzelne Elementartheile machen davon eine Ausnahme.

Leberzellen zeigen häufig 2 Kerne; bis 100 Kerne und mehr sind in den Riesenzellen des Knochenmarks, in den Osteoklasten, in Zellen mancher krankhafter Geschwülste eingeschlossen. Durch Vielkernigkeit zeichnen sich, wie Schmitz entdeckt hat, die Zellen vieler Pilze und mancher niederer Pflanzen aus, der Cladophoren (Fig. 19) und Siphoneen (Botrydium, Vaucheria, Caulerpa etc.).

Vielkernig sind zahlreiche niederste Organismen, wie die Myxomyceten, viele Mono- und Polythalamien, Radiolarien und Infusorien (Opalina ranarum). Die Kerne sind hier häufig so klein und in so grosser Anzahl im Protoplasma vertheilt, dass ihr Nachweis erst in jüngster Zeit bei Anwendung der vervollkommneten Färbemethoden geglückt ist. (Myxomyceten).

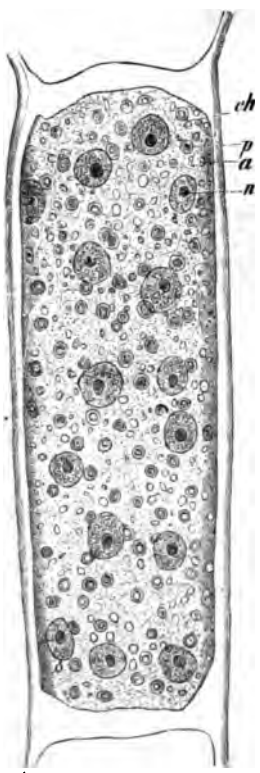


Fig. 19. Cladophora glomerata. Eine Zelle des Fadens nach einem Chromsäure - Carmin-Präparat. Nach Strasburger, Bot. Prakticum Fig. 121.

n. Zellkerne, *ch* Chromatophoren, *p* Amylumheerde, *a* Stärkekörnchen. Vergr. 540.

b) Die Kernsubstanzen.

In stofflicher Hinsicht ist der Zellenkern ein ziemlich zusammengesetztes Gebilde. Stets lassen sich in ihm 2, sehr häufig aber 3 bis 4 chemisch definirbare und mikroskopisch unterscheidbare Proteinsubstanzen nachweisen. Die beiden stets wiederkehrenden Substanzen sind: Nuclein oder Chromatin, und Paranuclein oder Pyrenin; zu ihnen sind meist noch hinzugesellt: Linin, Kernsaft und Amphipyrenin.

Das Nuclein oder Chromatin ist die für den Kern am meisten charakteristische und gewöhnlich an Masse überwiegende Proteinsubstanz. In frischem Zustand ähnlich wie körnchenfreies Protoplasma aussehend, unterscheidet es sich von demselben in sehr prägnanter Weise namentlich durch sein Verhalten bestimmten Farbstoffen gegenüber. Nachdem es durch Reagentien zur Gerinnung gebracht ist, speichert es, wie zuerst durch Gerlach entdeckt worden ist, Farbstoffe aus zweckmässig hergestellten Lösungen (Lösungen von Carmin, Haematoxylin, Anilinfarben) in sich auf. Mehr noch als im ruhenden Zustand des Kerns ist dies in den Vorstadien zu seiner Theilung und während der Theilung selbst der Fall. Ob es sich hierbei um chemische oder um physikalische Vorgänge handelt, ist zur Zeit noch nicht festgestellt. Die Kunst des Färbens oder Tingirens ist jetzt schon so weit ausgebildet worden, dass es leicht gelingt das Nuclein des Kerns allein durch irgend eine Färbung scharf hervorzuheben, während der übrige Inhalt des Kerns und der Protoplasmakörper entweder vollständig farblos bleiben oder nur sehr wenig mitgefärbt sind. Auf diese Weise gelingt es, selbst Nucleintheilchen, die nur die Grösse eines Bacteriums etwa besitzen, in relativ grossen Protoplasmakörpern kenntlich zu machen, wie zum Beispiel die winzigen Köpfe von Samen-

fäden oder die Chromosomen der Richtungsspindel mitten im Körper grosser Eizellen.

Von grosser theoretischer Tragweite dürfte vielleicht einmal die von Fol (II. 13) betonte Thatsache werden, „dass die Kernfärbung aus neutralen Farbstoffauflösungen stets diejenige Nüance aufweist, welche die betreffende Farbe beim Zusatz geringer Mengen eines basisch reagirenden Stoffes annimmt. So geht z. B. der rothe Alauncarmin in die Lilafarbe über, wenn die Lösung schwach alkalisch gemacht wird, das violette Böhmer'sche Haematoxylin wird blau, das rothe Ribesin blaugrünlich, der rothe Farbstoff des Rothkohles verwandelt sich in grün. Dementsprechend sehen wir denn auch, dass in neutralen Auflösungen dieser Stoffe gefärbte Gewebskerne eine mit der letzteren übereinstimmende Tinction aufweisen, also lila in Alauncarmin, blau in Haematoxylin, hellblau in Ribesin, grün im Rothkohlfarbstoff. Der färbbare Theil des Zellenkerns (das Nuclein) verhält sich im allgemeinen dem an ihn gebundenen Farbstoffe gegenüber wie ein schwach alkalischer Körper." (Fol.)

Auch sonst zeigt das Nuclein in chemischer Hinsicht charakteristische Reactionen, die bei der Conservirung der Kernstructuren im Auge zu behalten sind. (Schwarz II 37, Zacharias II 43—45.) Es quillt in destillirtem Wasser, desgleichen auch in sehr verdünnten alkalischen Lösungen sowie in zwei- und mehrprocentigen Lösungen von Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat und Kalkwasser. Bei Anwendung von 10 bis 20 % Lösungen der genannten Salze geht es unter Quellung allmählich ganz in Lösung über. Desgleichen wird es in einem Gemisch von Ferrocyankalium + Essigsäure oder in concentrirter Salzsäure, oder wenn es der Trypsinverdauung unterworfen wird, vollständig aufgelöst. In Essigsäure in Concentrationen von 1—50 % wird es ziemlich unverändert zur Fällung gebracht, wobei es sich durch stärkere Lichtbrechung und eigenartigen Glanz vom Protoplasma mitunter sehr scharf abhebt. Im Kernraum tritt es uns (Fig. 20) bald in Form isolirter Körnchen (*A*), oder als feines Netzwerk (*B C*) oder in Fäden (*D*) entgegen.

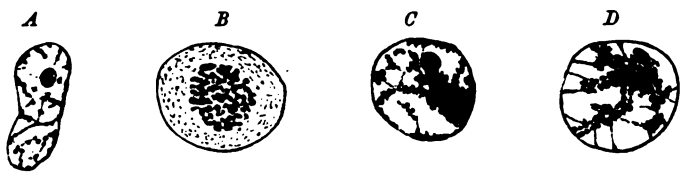


Fig. 20. *A* Ruhender Kern einer Ursamenzelle von Ascaris megalocephala bivalens. *B* Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachsthumszone von Ascaris megalocephala bivalens. *C* Ruhender Kern einer Samenmutterzelle aus der Wachsthumszone von Ascaris megalocephala bivalens. *D* Bläschenförmiger Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens am Anfang der Theilzone in Vorbereitung zur Theilung.

Das Nuclein hat Miescher (II. 49) aus Eiterkörperchen und aus thierischen Samenfäden, in deren Köpfen es enthalten ist, rein darzustellen versucht. In seiner Zusammensetzung spielt Phosphorsäure, die wenigstens zu 3 % vertreten ist, eine wichtige Rolle. Manches spricht dafür, dass das Nuclein des Kerns „eine Vereinigung eines eiweissartigen Körpers mit einem organischen, Phosphorsäure enthaltenden Atomcomplex

darstellt". (Kossel II. 35.) Letzteren hat man als Nucleinsäure bezeichnet und Miescher hat für dieselbe die Formel $C_{29}H_{49}N_9P_8O_{22}$ berechnet.

„Bei längerer Einwirkung von verdünnten Säuren oder Alkalien, selbst schon beim Aufbewahren im feuchten Zustand werden die Nucleine zerlegt unter Bildung von Eiweiss und stickstoffreichen Basen, daneben spaltet sich Phosphorsäure ab. Die beiden letzteren Spaltungsproducte bilden sich auch aus den Nucleinsäuren. Die Basen sind: Adenin, Hypoxanthin, Guanin, Xanthin".

Das Paranuclein oder Pyrenin ist eine Proteinsubstanz, welche wohl in keinem Kern fehlt, doch ist seine Rolle für die Lebensprocesse des Kerns noch unklar und viel weniger gut als die des Nucleins erkannt. Es kommt im Kern in der Form kleiner Kügelchen vor, die als echte Nucleolen oder Kernkörperchen beschrieben werden (Fig. 20).

Allen Mitteln, in welchen die Nucleinsubstanzen quellen, destillirtem Wasser, sehr dünnen alkalischen Lösungen, Lösungen aus Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat, Kalkwasser, leisten die Körperchen aus Paranuclein Widerstand. Während die aus Nuclein bestehenden Structuren schwinden, sind in dem Kernraum, der ein homogenes Aussehen gewonnen hat, die aus Paranuclein bestehenden Gebilde oft mit grosser Deutlichkeit, stets besser als im lebenden Kern, zu erkennen. Hieraus erklärt es sich, dass bereits den älteren Histologen, Schleiden und Schwann, die gewöhnlich die Gewebe nach Zusatz von Wasser untersuchten, die Kernkörperchen wohl bekannt waren.

Ein sehr brauchbares Mittel, um sie sichtbar zu machen, ist die Osmiumsäure, durch welche sie besonders stark lichtbrechend werden, während die Nucleinstructuren verblassen.

Bei Einwirkung von 1 bis 50 % Essigsäure verhalten sich Paranuclein und Nuclein gerade entgegengesetzt. Während letzteres zur Gerinnung gebracht wird und einen starken Glanz erhält, quellen die Kernkörper mehr oder minder bedeutend auf und können ganz durchsichtig werden, ohne indessen in Lösung überzugehen; denn beim Auswaschen der Essigsäure werden sie wieder unter Schrumpfungserscheinungen besser sichtbar.

Hervorzuheben ist ferner im Gegensatz zum Nuclein die Unlöslichkeit des Paranuclein in 20 % Kochsalz, in gesättigten Lösungen von schwefelsaurer Magnesia, 1 % und 5 % Monokaliumphosphat, Ferrocyankalium plus Essigsäure, schwefelsaurem Kupfer; endlich ist es in Trypsin sehr schwer verdaubar.

Auch bei Behandlung mit Farbstoffen zeigt sich zwischen Nuclein und Paranuclein ein gewisses gegensätzliches Verhalten. Wie Zacharias bemerkt und ich aus eigener Erfahrung im Allgemeinen bestätigen kann, färben sich Nucleinkörper besonders scharf und intensiv in saueren Farbstofflösungen (Essigcarmin, Methylessigsäure), während die Paranucleinkörper fast farblos bleiben. Umgekehrt tingiren sich letztere besser in ammoniakalischen Farbstofflösungen, wie in Ammoniakcarmin etc. Manche Farbstoffe haben zum Paranuclein eine grössere Verwandtschaft, wie Eosin, Säurefuchsin etc. Mit Berücksichtigung dieses Umstandes ist es möglich, bei gleichzeitiger Anwendung zweier Farbstoffe Doppelfärbung zu erzielen der Art, dass die Nucleinkörper in einer anderen Farbe erscheinen, wie die Paranucleinkörper (Fuchsin und Solidgrün, Haematoxylin und Eosin etc., Biondi'sches Gemisch); da indessen das Wesen des Färbungsprocesses selbst uns noch wenig verständlich ist, ist es auf

diesem Gebiet zur Zeit nicht möglich, durchgreifende Regeln über die Tingirbarkeit der beiden Kernsubstanzen aufzustellen.

Nuclein und Paranuclein betrachte ich als die wesentlichen Substanzen des Kerns, auf deren Vorhandensein seine physiologischen Leistungen in erster Linie beruhen. Beide scheinen mir in irgendwelchen Beziehungen zu einander zu stehen. Flemming (II. 10) spricht die Vermuthung aus, dass die Kernkörperchen besondere Reproductions- und Ansammlungsstellen des Nucleins sind und vielleicht eine chemische Vorstufe desselben darstellen. Zu einer Entscheidung dieser Fragen reicht das vorhandene Beobachtungsmaterial nicht aus.

Von mehr nebensächlicher Bedeutung scheinen mir 3 andere im Kern noch unterscheidbare Substanzen zu sein, welche vielleicht überhaupt nicht stets vorhanden sind, das Linin, der Kernsaft, und das Amphipyrenin.

Als Linin bezeichnet Schwarz (II. 37) den Stoff von Fäden, welche in vielen Fällen in dem Kernraum ein Netz- oder Gerüstwerk bilden, sich nicht in den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln tingiren lassen und sich hierdurch sowie auch in ihren chemischen Reactionen wesentlich vom Nuclein unterscheiden, das ihnen meist in Form von Körnchen und Brocken aufgelagert ist. (Fig. 20 *A* und *C*.) In mancher Hinsicht ähnelt es dem Plastin des Zellkörpers, welchen Namen ihm denn auch geradezu Zacharias gegeben hat.

Der Kernsaft ist bald nur spärlich, bald reichlicher vorhanden; er füllt die Lücken zwischen den aus Nuclein, Linin und Paranuclein bestehenden Structuren aus. Er lässt sich dem in einem vacuoligen Protoplasma enthaltenen Zellsaft vergleichen und spielt wohl dieselbe Rolle für die Ernährung der Kernsubstanzen, wie dieser für die Ernährung des Protoplasma. Bei Einwirkung von manchen Reagentien, wie absolutem Alkohol, Chromsäure etc., treten im Kernsaft feinkörnige Niederschläge auf, welche als Kunstproducte nicht mit normalen Structuren zu verwechseln sind. Es müssen daher in ihm verschiedenartige Stoffe, darunter vielleicht auch Albuminate, gelöst sein, welche Zacharias mit einem wohl entbehrlichen Wort als Paralinin zusammenfasst.

Unter Amphipyrenin endlich versteht Zacharias die Substanz der Membran, durch welche der Kernraum gegen das Protoplasma, wie dieses durch die Zellhaut nach Aussen abgegrenzt ist. Das Vorhandensein einer Kernmembran ist in vielen Fällen ebenso schwer festzustellen, wie der Streit zu entscheiden ist, ob manche Zellen von einer Membran umhüllt sind oder nicht. Am leichtesten ist sie an den grossen Keimbläschen vieler Eier, wie z. B. von Amphibien nachzuweisen, wo sie zugleich eine nicht unbeträchtliche Festigkeit besitzt. In Folge dessen gelingt es leicht, aus unreifen Eiern das Keimbläschen vollständig unversehrt mit der Nadel zu isoliren. Man kann dann mit der Nadel auch die Kernmembran zerreissen und den von ihr eingeschlossenen Inhalt zum Ausfliessen und zur Vertheilung in der Untersuchungsflüssigkeit bringen. Ebenso sicher scheint mir aber in anderen Fällen eine eigene Kernmembran zu fehlen, so dass Kernsubstanz und Protoplasma unmittelbar an einander grenzen. So wurde sie z. B. von Flemming (II. 10) in den Blutzellen von Amphibien und ebenso von mir in den Kernen von Samenmutterzellen der Nematoden auf einem bestimmten Stadium (Fig. 20 *B*) vermisst.

Wie für den Protoplasmakörper, hat Altmann auch für den Kern eine Zusammensetzung aus Granula mittelst einer eigenartigen Färbung durch Cyanin nachzuweisen versucht. Es ist ihm hierdurch gelungen, den Saft, welcher die Lücken im Kernnetz ausfüllt, intensiv zu färben und so Körner darzustellen, während das Kernnetz ungefärbt bleibt und als Intergranularsubstanz bezeichnet wird. Altmann hat auf diese Weise den negativen Abdruck von der Kernstructur erhalten, wie sie sich bei Anwendung der gebräuchlichen Kernfarbstoffe durch Färbung des Kernnetzes ausprägt. Indem er die Granula als Hauptbestandtheil des Kerns betrachtet, kommt er zu einer entgegengesetzten Auffassung von der jetzt herrschenden Meinung von der Bedeutung der Kernsubstanzen, nach welcher der Kernsaft als minderwerthig im Vergleich zu dem Nuclein und Paranuclein erscheint.

c) Die Kernstructur. Beispiele für die verschiedene Beschaffenheit derselben.

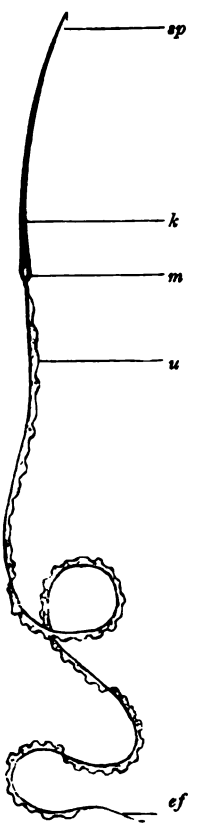


Fig. 21. Samenfaden von Salamandra maculata.
k Kopf. *m.* Mittelstück. *ef* Endfaden. *sp.* Spitze. *u* undulirende Membran.

Die oben aufgeführten Substanzen, von denen wenigstens das Nuclein und Paranuclein niemals fehlen, erscheinen in den Kernen der verschiedensten pflanzlichen und thierischen Zellen unter sehr mannigfachen Formzuständen; namentlich gilt dies von dem Nuclein, das man bald in feinen Körnchen, bald in Fäden, bald in Form grösserer Körper, bald als ein Gerüst, bald als Wabenwerk im Kernraum verbreitet sieht. Dabei kann in verschiedenen Lebensphasen einer Zelle die eine Structur in die andere übergehen.

Bei einer Definition des Kerns ist daher von der wechselnden Form ganz abzusehen und es ist der Schwerpunkt, wie bei der Definition der Zelle in das Protoplasma, so bei dem Kern in die in ihm enthaltene wirksame Substanz zu legen. „Der Kern ist ein vom Protoplasma unterschiedenes und in gewissem Grade abgesondertes Quantum eigenthümlicher Kernsubstanzen." Deswegen sollte bei allen Beschreibungen des Kerns auf die substanzielle Beschaffenheit seiner Structurtheile mehr, als es häufig geschieht, geachtet werden.

Um eine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit, welche die innere Structur des ruhenden Kerns darbietet, zu geben, soll wieder eine Auswahl einiger prägnanter Beispiele dienen.

Unstreitig die einfachste Structur — wenn wir von den später zu erörternden molekularen Verhältnissen absehen — zeigen uns die Kerne der reifen Samenzellen. Wenn die Samenzellen, wie gewöhnlich, eine fadenförmige Gestalt, welche zum Einbohren in die Eizelle am geeignetsten ist, angenommen haben, bilden die Kerne das vorderste Ende des Fadens oder seinen Kopf. Bei Salamandra

maculata hat der Kopf die Form eines in eine scharfe Spitze auslaufenden Schwertes (Fig. 21 *k*); er besteht aus dichtem Nuclein, das auch bei stärkster Vergrösserung einen homogenen Eindruck macht. An den Kopf grenzt ein kurzer cylindrischer, gleichfalls homogen aussehender Körper, das sogenannte Mittelstück *(m)*, welches die Reaction des Paranucleins darbietet. Es ist daher wahrscheinlich mit zum Kerntheil des Samenfadens hinzuzurechnen, was indessen durch Verfolgung seiner Entwicklung erst noch festgestellt werden muss.

Auch in Samenelementen, welche die Form einer Zelle beibehalten haben, erscheint der Kern als ein compacter, kugeliger Nucleinkörper; so bei Ascaris megalocephala (Fig. 22), dessen Samenelemente im unreifen Zustande die Form einer ziemlich grossen, runden Zelle haben und später bei vollständiger Reife die Form eines Fingerhutes annehmen.

Fig. 22. Samenkörper von Ascaris megalocephala. Nach VAN BENEDEN. Aus O. HERTWIG, Entwgesch. Fig. 21.
k Kern. *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. *f* Fettglänzende Substanz.

Der einfache Zustand, in welchem uns die Kerne der Samenzellen, gewissermaassen nur aus activen Kernsubstanzen zusammengesetzt und frei von anderen Beimischungen, entgegentreten, muss den naturgemässen Ausgangspunkt für eine richtige Beurtheilung der übrigen Kernformen abgeben. Es lassen sich dann nämlich die verschiedenen Structuren, die man bei pflanzlichen und thierischen Kernen wahrnimmt, hauptsächlich auf das eine Moment zurückführen, dass die activen Kernsubstanzen eine grosse Neigung haben, Flüssigkeit und in dieser gelöste Stoffe in sich aufzunehmen und in Lücken abzuscheiden meist in solchem Maasse, dass der ganze Kern das Aussehen eines in Protoplasma eingeschlossenen Bläschens gewinnt.

Es tritt also bei ihnen im wesentlichen ein ähnlicher Vorgang ein, wie beim Protoplasma, in welchem sich Zellsaft in Vacuolen oder grossen Safträumen ansammelt. In beiden Fällen werden wohl die Vorgänge die gleiche Bedeutung haben. Sie werden in Beziehung zum Stoffwechsel der Zelle und des Kernes stehen, indem in der Flüssigkeit Stoffe in Lösung enthalten sind, welche mit den activen Substanzen in Folge der grösseren Oberflächenentwicklung derselben in leichteren Austausch treten.

Der Vorgang der Saftaufnahme lässt sich direct beobachten, wenn nach der Befruchtung der Samenkern in der Eizelle in Function tritt. In manchen Fällen beginnt er dann allmählich auf das 10—20fache seiner ursprünglichen Grösse anzuschwellen, und zwar nicht durch Vermehrung seiner activen Substanz, deren Quantum genau das gleiche bleibt, sondern einzig und allein durch Aufnahme von flüssigen, gelösten Stoffen aus dem Dotter. In dem zu einem Bläschen umgebildeten Samenkern ist das Nuclein in feinen Fäden zu einem Netz ausgebreitet; ferner sind auch ein bis zwei Kügelchen aus Paranuclein (Nucleolen) anzutreffen. Ein ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei jeder Kerntheilung während der Reconstruction der Tochterkerne.

Je nachdem nun der Kern eine geringere oder grössere Menge von Kernsaft aufgenommen, haben sich seine festen Substanzen, die oben als Linin und Nuclein chemisch näher charakterisirt wurden, bald zu einem

feineren, bald gröberem Gerüstwerk angeordnet. Einen Einblick in verschiedene Modificationen desselben geben uns die Fig. 23—26.

Figur 23 zeigt uns den Kern einer Cilioflagellate. Er besteht in ähnlicher Weise wie der Hauptkern der Infusorien aus einem sehr engmaschigen Nucleingerüst. Bütschli (II. 5) nennt seine Structur eine feinwabige; er lässt den Kern zusammengesetzt sein aus langgestreckten, drei- bis mehrseitigen Waben, die durch sehr feine Scheidewände von Nuclein getrennt sind und den wenig färbbaren Kernsaft umschliessen. Nach der Oberfläche zu sind die Waben gegen das Protoplasma ebenfalls durch eine feine Nucleinschicht abgeschlossen, während eine besondere Kernmembran fehlt. Die Kanten, in denen die Wabenwände zusammenstossen, sind säulenartig verdickt. Je nach der Seite, von der man den Kern erblickt, fällt in Folge der gestreckten Form der parallel gestellten Waben das Bild verschieden aus, wie durch Betrachtung der Figuren 23 *A* u. *B* leicht zu verstehen ist. Ein bis zwei Nucleolen sind in der Lücke nachzuweisen.

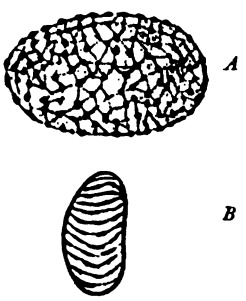


Fig. 23.

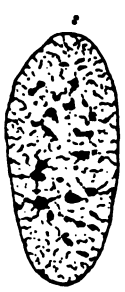


Fig. 24.

Fig. 23. Ein sehr deutlich feinwabiger Kern von Ceratium Tripos. Nach Bütschli Taf. 26, Fig. 14.

A In der Ventralansicht des Ceratiums. *B* In seitlicher Ansicht. Beide Abbildungen geben nur optische Durchschnitte.

Fig. 24. Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Centralkörperchen. Nach Flemming Fig. 4.

Figur 24 stellt das Kerngerüst von einer Bindegewebszelle einer Salamanderlarve dar. Dasselbe wird von einem ziemlich engen Netzwerk feinster Fäden gebildet. In ihm treten hie und da einige dickere Anschwellungen auf, welche den Farbstoff besonders zäh festhalten; sie pflegen namentlich an solchen Stellen vorzukommen, wo mehrere Balken zusammenstossen. Es sind dichtere Ansammlungen von Nuclein; sie können den aus Paranuclein gebildeten, wahren Nucleolen in ihrem Aeusseren sehr ähnlich sehen und sind daher, um sie von diesen zu unterscheiden, von Flemming als Netzknoten bezeichnet worden.

Die Kerne der verschiedenen thierischen Gewebe haben bald ein feineres, bald ein gröberes Gerüst. In letzterem Fall kann es zuweilen nur aus wenigen Strängen bestehen, so dass es „den Namen Gerüst oder Netz kaum verdient". Im Allgemeinen haben, wie Flemming bemerkt, die Kerne junger, embryonaler und wachsender Gewebe dichtere Netze, als solche im gleichen erwachsenen Gewebe.

Meistentheils ist das Kerngerüst aus 2 verschiedenen

Substanzen, aus Linin und aus Nuclein, aufgebaut, von denen bei den gewöhnlichen Kerntinctionen nur das letztere den Farbstoff aufnimmt und festhält. Beide Substanzen sind gewöhnlich so angeordnet, dass das Nuclein in gröberen und feineren Körnchen dem sich nicht färbenden Liningerüst gleichmässig auf- und eingelagert ist. In sehr feinmaschigen Gerüsten, wie Figur 24 ein solches darstellt, kann die Unterscheidung beider Substanzen sehr schwierig, jo sogar unmöglich werden. Leichter gelingt dieselbe bei dem gröberen Netzwerk der Figur 25, welche einen ruhenden Zellkern aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes von Fritillaria imperialis wiedergibt. Nach der Beschreibung von Strasburger sind die feinen Gerüstfäden im Allgemeinen nicht färbbar; sie bestehen also aus Linin. Ihnen sind kleinere und grössere sich färbende Nucleinkörner aufgelagert. Im Gerüst sieht man ausserdem eine Anzahl grösserer und kleinerer Nucleolen.

Sollte Jemand an der Existenz eines besonderen Liningerüstes zweifeln, so wird er sich von derselben am besten durch das Studium der Kerne von Samenmutterzellen des Pferdespulwurmes (Fig. 26) überzeugen können. In dem Vorstadium zur Theilung ist hier alles Nuclein in 8 hakenförmig gekrümmten Stäbchen enthalten, die in 2 Bündeln zusammenliegen. Sie werden im Kernraum gewissermaassen in der Schwebe erhalten, indem sich farblose Lininfäden sowohl zwischen ihnen ausspannen, als auch von ihnen sich zur Kernmembran begeben. Dass die Fäden keine durch Reagentien im Kernsaft hervorgerufene Gerinnsel sind, lässt sich aus ihrer überaus regelmässigen Anordnung erschliessen. Ebenso lehrt ihre chemische Reaction und ihr Verhalten beim Theilungsprocess, dass sie vom Nuclein und Paranuclein etwas wesentlich Verschiedenes sind.

Fig. 25.

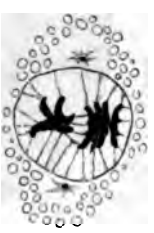


Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 25. Fritillaria imperialis. Ein ruhender Zellkern. Nach Strasburger Fig. 191 *A*.

Fig. 26. In Vorbereitung zur Theilung befindlicher Kern von Ascaris megaloc. bivalens mit 8 in 2 Gruppen angeordneten Kernsegmenten und den 2 Polkörperchen. Hertwig II. 19b, Taf. II, Fig. 18.

Fig. 27. Structur des Kerns einer Zelle aus der Speicheldrüse von Chironomus. Nach Balbiani, Zoolog. Anzeiger 1881, Fig. 2.

Nicht immer ist übrigens das Nuclein in einem Gerüst ausgebreitet. So ist zum Beispiel in den grossen, bläschenförmigen Kernen von Chironomuslarven (Fig. 27), wie Balbiani (II. 3) gefunden hat, ein einziger dicker Kernfaden eingeschlossen; derselbe ist in verschiedenen Windungen zusammengelegt und lässt im gefärbten Präparate eine regel-

mässige Aufeinanderfolge tingirter und nicht tingirter Scheiben erkennen, was Strasburger (II. 41) auch von einigen pflanzlichen Objecten berichtet. Die beiden Enden des Fadens grenzen an 2 Nucleolen an.

In anderen Fällen wieder ist die Hauptmasse des Nucleins zu einem grösseren, kugligen Körper concentrirt, der wie ein Nucleolus aussieht, sich aber substantiell von den oben beschriebenen echten Nucleolen, die Paranuclein enthalten (siehe Seite 36), unterscheidet. Um Verwechslungen vorzubeugen, empfiehlt es sich, solche Gebilde als Nucleinkörper zu bezeichnen. Als Beispiel hierfür sei der Kern von Spirogyra aufgeführt, mit welchem die Kerne vieler niedriger Organismen im Bau übereinstimmen. Derselbe stellt ein Bläschen dar, das sich vom Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt und ein feines Kerngerüst enthält. Da dieses den Farbstoff bei Tinctionen nicht festhält, besteht es wohl vorwiegend aus Linin, dem nur wenige Nucleinkörnchen aufgelagert sind. Im Gerüst liegt ein grosser Nucleinkörper, der zuweilen auch in zwei kleinere zerlegt ist. Dass er hauptsächlich aus Nuclein besteht, geht aus der Art seiner Färbung, vor allen Dingen aber daraus hervor, dass seine Substanz bei der Kerntheilung in Körnchen zerfällt und die Kernsegmente liefert.

Aehnliche Nucleinkörper, die in der Literatur gewöhnlich auch unter dem Namen der Nucleolen gehen, spielen in der Structur der Keimbläschen thierischer Eier eine grosse Rolle. Ueberhaupt weichen die Keimbläschen in ihrem Bau von gewöhnlichen Gewebskernen nach mancher Richtung ab, wie die Figuren 28—30 lehren.

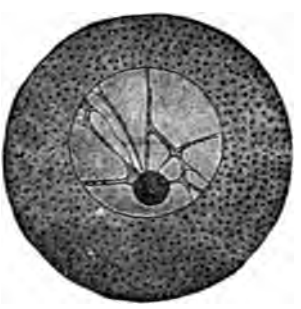


Fig. 28.

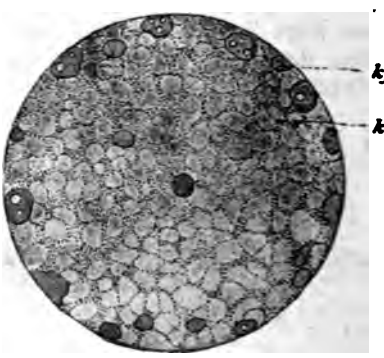


Fig. 29.

Fig. 28. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms. Das grosse Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 1.

Fig. 29. Keimbläschen eines noch unreifen, kleinen Froscheies. Dasselbe zeigt in einem dichten Kernnetz (*kn*) sehr zahlreiche, meist wandständige Keimflecke (*kf*); *m* Kernmembran. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 2.

Figur 28, das unreife Ei eines Seeigels, lässt schon, wenn es im lebenden Zustand untersucht wird, ein sehr grobes Netzwerk einzelner, ziemlich dicker Fäden unterscheiden. Diese bestehen, ihrem mikrochemischen Verhalten nach, hauptsächlich aus Linin. Die färbbare Substanz ist fast ausschliesslich in einem einzigen, grossen, kugeligen Körper, dem „Keimfleck", aufgespeichert, der in einem Knotenpunkt des Gerüstes liegt, in welchem die meisten Lininfäden zusammentreffen.

In den Riesen-Keimbläschen, durch welche sich die grossen, dotter-

reichen Eier der Fische, Amphibien und Reptilien auszeichnen, nimmt die Zahl der Keimflecke während des Wachsthums der Zelle ausserordentlich zu — ob durch Theilung oder in einer anderen Weise, ist noch nicht genau ermittelt — und kann sich schliesslich auf einige Hunderte belaufen. Die Lage der Keimflecke ist zu verschiedenen Zeiten einem Wechsel unterworfen, meist liegen sie aber an der Oberfläche des Keimbläschens und sind an der Membran desselben in gleichmässigen Abständen vertheilt, wie die nebenstehende Abbildung (Fig. 29) eines Kerns aus einem noch unreifen und ziemlich kleinen Froschei zur Anschauung bringt.

Die Form der Keimflecke ist eine wechselnde; bald sind sie kugelig, namentlich wenn sie isolirt auftreten, bald oval, bald etwas in die Länge gezogen, bald in ihrer Mitte etwas eingeschnürt, bald unregelmässig contourirt. Wo sie zahlreich vorkommen, zeigen sie auch in ihrer Grösse erhebliche Verschiedenheiten. Häufig finden sich in ihrer eigenthümlich glänzenden, stark lichtbrechenden Substanz einzelne kleine Vacuolen, die mit Flüssigkeit erfüllt sind. Dass diese Vacuolen keine Kunstproducte sind, lehrt die Untersuchung lebender Eizellen. Doch können auch Vacuolen noch nachträglich beim Absterben der Eier sich bilden, und die vorhandenen Vacuolen sich vergrössern, wie Flemming hervorhebt. (II. 10 Seite 151.)

In ihren chemischen Eigenschaften sind die Keimflecke von den echten Nucleolen, die sich in den gewöhnlichen Kernfarbstoffen nicht tingiren und aus Paranuclein bestehen, verschieden. Auf der andern Seite ist aber auch nicht ausgemacht, ob ihre Substanz mit dem Nuclein des Kerngerüstes vollkommen identisch ist. Zur Zeit ist dieser Punkt trotz der zahlreichen, über den Kern erschienenen Untersuchungen noch nicht in befriedigender Weise aufgeklärt. Nur das Eine können wir als feststehend betrachten, dass die in den verschiedenen pflanzlichen und thierischen Kernen vorkommenden, mehr oder minder kugligen Körper, die in der Literatur meist schlechtweg als Nucleolen zusammengefasst werden, stoffliche Verschiedenheiten darbieten. Es ist dies durch die Untersuchungen von Flemming (II. 10), Carnoy (II. 8), von mir (II. 19a), von Zacharias (II. 45) und Anderen über allen Zweifel sichergestellt. Man sollte daher auch so verschiedene Dinge nicht mit demselben Namen benennen oder, wenn man blos wegen der Aehnlichkeit in der Form für alle kugligen Inhaltskörper des Kerns die allgemeine Bezeichnung Nucleolus oder Kernkörper beibehalten will, sollte man wenigstens im einzelnen Fall in einem Zusatz noch eine genaue Angabe über die chemische Natur des betreffenden Nucleolus hinzufügen. Ueberhaupt sollte man bei allen Untersuchungen des Kernes, wie schon früher bemerkt wurde, mehr Gewicht auf die chemische Beschaffenheit der einzelnen Inhaltsbestandtheile, als auf ihre formale Anordnung legen, welche jedenfalls der ersteren gegenüber das Nebensächlichere ist. Denn ein Gerüst, welches aus Lininfäden besteht, spielt im Kern eine ganz andere Rolle, als ein Gerüst, welches aus Nuclein oder gleichzeitig aus beiden Substanzen zusammengesetzt ist, und ebenso wird die Aufgabe der Nucleolen, je nachdem sie diesen oder jenen Stoff enthalten, eine verschiedene sein.

Ich schliesse diesen Excurs über die Nucleolen mit dem Hinweis, dass es sogar Keimflecke gibt, die sehr deutlich aus zwei verschiedenen Substanzen aufgebaut sind. Es ist dies Verhältniss zuerst durch Leydig bei lamellibranchiaten Mollusken beobachtet, dann

durch Flemming (II. 10) an demselben Object und von mir (II. 19) noch in anderen Fällen genauer festgestellt worden. Ich lasse hier die Beschreibung des Thatbestandes, wie sie Flemming gibt, folgen.

Bei Cyclas cornea und bei Najaden findet sich im Keimbläschen ein Hauptnucleus ausser einigen wenigen Nebennucleolen. „Der erstere besteht aus 2 different beschaffenen Theilen: Fig. 30, einem kleineren, der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingirbar ist, und einem grösseren, blasseren und schwächer chromatischen, der in Säure stärker quillt. Bei Anodonta hängen die beiden Theile zusammen, bei Unio sind sie vielfach nur mit einander in Berührung oder liegen selbst getrennt. Die kleineren Nebennucleolen, die hier in den Balken des Kerngerüstes lagern, zeigen dieselbe Lichtbrechung, Quellbarkeit und Tingirbarkeit, wie der grosse Theil des Hauptnucleolus. Bei Wasserzusatz verschwindet dieser Haupttheil und die Nebennucleolen nebst den Gerüststrängen; es bleibt der kleine, stark chromatische Theil des Hauptnucleolus, indem er dabei noch verschärft wird und etwas schrumpft und einen scharf abgesetzten Contour bekommt. Zusatz von starker Essigsäure (5 % oder mehr) lässt den grösseren, blasseren Theil des Hauptnucleolus rasch aufquellen und verschwinden, während der kleine, glänzende zwar auch etwas quillt, aber erhalten bleibt." „Bei Anwendung von Kerntinctionen färbt sich zwar der starkbrechende Theil der Nucleolen besonders intensiv, aber in erheblichem Grade auch der andere Theil und die Nebennucleolen." „Solche Differenzirung der Hauptnucleolen in zwei Theile kommt bei Eizellen vieler Thiere vor. Bei Dreissena polymorpha ist der stark lichtbrechende und chromatische Theil als Hohlkappe um den blasseren herumgelagert."

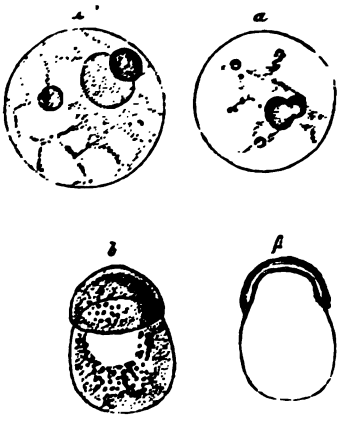


Fig. 30. Nach Flemming Fig. E[1], S. 104.

a Kern eines Eierstockseies von Unio frisch aus der Zelle getreten in Ovarialflüssigkeit. Zweibuckliger Nucleolus. Geringe Theile der Kerngerüste sichtbar. *α* Ein solcher Kern nach Zufliessen von Essigsäure 5 %. Gerüststränge sind aufgetreten, der grössere blassere Theil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen sind in gleichem Grade gequollen und erblasst; der kleinere Haupttheil des grossen Nucleolus ist ebenfalls, aber schwächer gequollen. *b* Nucleolus eines Eies von Tichogonia polymorpha; der glänzende Haupttheil sitzt als Kappe auf dem grösseren, blassen.

β Optisches Durchschnittsbild desselben, schematisch.

Ich selbst (II. 19) habe die Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Substanzen ausser bei Anodonta auch bei Helix, bei Tellina und bei Asteracanthion beobachtet. Letzteres Object (Fig. 31) wird dadurch von besonderem Interesse, dass die Sonderung in zwei Substanzen (*pn*, *nn*) erst zu der Zeit deutlich wahrnehmbar wird, wo sich das Keimbläschen aufzulösen und aus seinen Inhaltsbestandtheilen die Polspindel zu bilden beginnt.

Endlich ist bei der Beschreibung der Structur des ruhenden Kernes noch auf einen wichtigen Punkt die Aufmerksamkeit zu lenken. Je

nach dem Alter oder der Entwicklungsstufe einer Zelle kann der ruhende Kern in allen seinen einzelnen Theilen, im Aussehen seines Kerngerüstes, in der Zahl, Grösse und Beschaffenheit seiner „Nucleolen" erhebliche Veränderungen erleiden. So ist, wie Flemming (II. 10) bemerkt, „am jungen Eierstocksei der Lamellibranchiaten die Zweitheiligkeit des grossen Kernkörpers noch nicht zu finden, sie bildet sich erst am reifen heraus". Ueberhaupt erfahren die Keimbläschen der Eier während ihres Wachsthums erhebliche Metamorphosen, die im Ganzen noch wenig untersucht und noch weniger in ihrer Bedeutung verstanden sind. Dasselbe gilt von den Kernen der Samenmutterzellen. Hier habe ich (II. 19b) die Formwandlungen an einem sehr geeigneten Object, an der Hodenröhre von Ascaris megalocephala, genauer zu verfolgen gesucht.

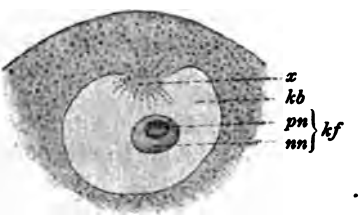


Fig. 31. Ausschnitt aus einem Ei von Asterias glacialis. Derselbe zeigt die Rückbildung des Keimbläschens. Dieses beginnt zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in zwei Substanzen, Nuclein (*nn*) und Paranuclein (*pn*), gesondert. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 12.

Wie in den Figuren 32 dargestellt ist, geht allmählich die Form *A* in *B* und diese wieder in *C* im Laufe der Samenentwicklung über. Die jüngsten Samenmutterzellen *(B)* haben membranlose Kerne mit einem dichten Nucleingerüst mit oberflächlich gelegenem Nucleolus; daraus ist bei etwas älteren Zellen *(C)* ein bläschenförmiger Kern mit deutlich ausgeprägter Membran hervorgegangen. Im Bläschen spannen sich durch

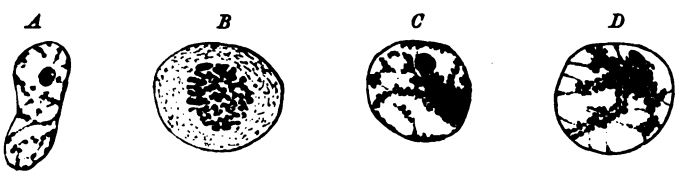


Fig. 32. *A* Ruhender Kern einer Ursamenzelle von Ascaris megalocephala bivalens. *B* Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachsthumszone von Ascaris megalocephala bivalens. *C* Ruhender Kern einer Samenmutterzelle aus der Wachsthumszone von Ascaris megalocephala bivalens. *D* Bläschenförmiger Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens am Anfang der Theilzone in Vorbereitung zur Theilung.

den Kernsaft einzelne Lininfäden aus. Das Nuclein ist in ein oder zwei unregelmässigen Klumpen angehäuft, zwischen denen ein mehr oder minder kugeliger Nucleolus liegt. In noch nicht herangereiften Zellen ist das Nuclein meist an einer Stelle der Kernmembran als dichte Schicht angehäuft, während kleinere und grössere Körnchen auf der Oberfläche der Lininfäden aufliegen, die sich spärlich im Kernraum ausspannen. Aus diesem Zustand geht dann geraume Zeit vor der Theilung wieder das Nuclein in eine ausgesprochen fadige Anordnung über *(D)*. In dem Lückenwerk des Gerüstes findet sich stets ein Nucleolus.

III. Giebt es kernlose Elementarorganismen?

An die Beschreibung der chemischen und morphologischen Eigenschaften des Kerns lässt sich noch die wichtige Frage knüpfen, ob der Kern ein unentbehrlicher Bestandtheil jeder Zelle ist. Gibt es kernlose Elementarorganismen? Noch vor einer Reihe von Jahren war man mit einer Antwort auf diese Frage nicht verlegen. — Da man in Folge der Mangelhaftigkeit der älteren Untersuchungsmethoden bei vielen niederen Organismen keine Kerne gefunden hatte, nahm man die Existenz von zwei verschiedenen Arten von Elementartheilen an, von einfacheren, die nur aus einem Klümpchen von Protoplasma bestehen, und von zusammengesetzten, welche in ihrem Innern noch als besonderes Organ den Kern entwickelt haben. Die ersteren bezeichnete Haeckel (I. 10. II. 15) als Cytoden und ihre einfachsten, einzellebenden Formen als Moneren, die letzteren als Cellulae oder Cyten. Seitdem aber hat sich der Stand der Frage wesentlich verändert.

Dank den verbesserten optischen Hülfsmitteln und den vervollkommneten Färbungsmethoden ist die Existenz von Organismen ohne Kern sehr in Frage gezogen.

Bei sehr vielen niederen Pflanzen (Algen, Pilzen) und bei Protozoen, Vampyrellen, Polythalamien, Myxomyceten, die früher als Beweisobjecte für das Fehlen des Kerns gegolten hatten, gelingt es mit leichter Mühe, Kerne nachzuweisen. Nachdem auch bei der reifen Eizelle der Kern gefunden worden ist (Hertwig II. 19a), können wir sagen, dass im gesammten Thierreich kein sicher bewiesener Fall von kernlosen Zellen existirt. Man wird mir vielleicht die rothen Blutkörperchen der Säugethiere entgegenhalten. Freilich fehlt bei ihnen ein Kern, es fehlt ihnen aber ebensogut auch das Protoplasma, und es lässt sich mit guten Gründen, die später zusammengestellt werden sollen, die Ansicht verfechten, dass die Blutscheiben der Säugethiere nicht den Werth von Elementarorganismen besitzen, sondern nur die Umwandlungs- oder Bildungsproducte ehemals vorhandener Zellen sind.

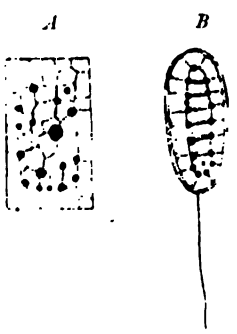


Fig. 33. *A* Oscillaria. Optischer Durchschnitt einer Zelle eines Fadens. Mit Alcohol getödtet und in Hämatoxylin gefärbt. Nach Bütschli Fig. 12a.

B Bacterium lineola (Cohn) im optischen Durchschnitt. Mit Alcohol getödtetes und in Hämatoxylin gefärbtes Exemplar. Nach Bütschli Fig. 3a.

Eine Zuflucht findet jetzt die Lehre von der Kernlosigkeit nur noch bei den Mikroorganismen, bei den Bacterien und verwandten Formen, bei denen wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit die Unterscheidung von Protoplasma und Kernsubstanz auf Schwierigkeiten stösst. Indessen auch hier hat Bütschli (II. 6) die Existenz kernartiger Gebilde nachzuweisen versucht. Als solche deutet er bei Oscillarien u. a. (Fig. 33 *A*. *B*) Körper, welche bei der Verdauung durch Magensaft nicht aufgelöst werden und einzelne in Farbstoff sich intensiv färbende Körnchen (wahrscheinlich Nucleinkörnchen) beherbergen. Dieselben machen den grösseren Theil des Zellkörpers aus, während Protoplasma nur als dünne Umhüllung vorhanden ist. Bütschli's Ansichten werden im Allgemeinen von Zacharias (II. 47) getheilt.

Wer diese Angabe nicht als beweisend anerkennen will, wird zugeben müssen, dass die Annahme, welche die Mikroorganismen ganz oder vorzugsweise aus Kernsubstanz bestehen lässt, wenigstens ebenso viel wenn nicht mehr für sich hat, als die Annahme, sie seien nur kleinste, einfache Protoplasmaklümpchen. Denn für die erste Annahme fällt ihre ausserordentliche Neigung, Farbstoffe in sich aufzunehmen, sehr in die Wagschale.

IV. Die Central- oder Polkörperchen der Zelle.

In jüngster Zeit ist neben dem Kern im Protoplasma einiger Zellen ein ausserordentlich winziges, aber durch seine Function sehr wichtiges Gebilde nachgewiesen worden, das Central- oder Polkörperchen (Centrosoma). Bei der Zelltheilung, bei deren Darstellung es uns in Capitel VI wieder beschäftigen wird, ist es schon seit längerer Zeit bekannt und spielt hier eine sehr grosse Rolle, da es den Mittelpunkt für eigenthümliche Strahlungsfiguren und überhaupt einen Mittelpunkt in der Zelle bildet, nach welchem die verschiedensten Zellbestandtheile gewissermaassen centrirt sind.

Seine Grösse liegt an der Grenze des eben sichtbaren und bleibt häufig unter dem Durchmesser kleinster Mikroorganismen zurück. Es scheint stofflich aus derselben Substanz, wie das Mittelstück der Samenfäden zu bestehen, zu welchem sich übrigens auch beim Befruchtungsprocess genetische Beziehungen ergeben (s. Cap. VII, 1). Bei den gewöhnlichen Kernfärbemethoden nimmt es keinen Farbstoff auf, lässt sich aber bei geeignetem Verfahren, namentlich durch saure Anilinfarben, wie Säurefuchsin, Safranin, Orange, lebhaft tingiren. Es ist dies das einzige Mittel, das Centralkörperchen in den Fällen, wo es nicht von einer besonderen Strahlung oder Sphäre eingehüllt ist, von andern Körnchen des Zellinhalts (Mikrosomen) zu unterscheiden.

Wenn wir von der Zelltheilung und dem Befruchtungsprocess absehen, über welche spätere Abschnitte handeln, so ist das Centralkörperchen bis jetzt am häufigsten in Lymphzellen (Flemming II. 11 u. 12b und Heidenhain II. 16), in Pigmentzellen des Hechts (Solger II. 38), in sehr flachen Epithel-, Endothel- und Bindegewebszellen von Salamanderlarven (Flemming II. 12b) aufgefunden worden.

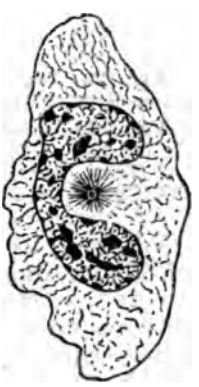


Fig. 34. Leukocyt aus dem Peritoneum einer Salamanderlarve. Der Centralkörper in der strahligen Sphäre ist zur Verdeutlichung des Zinkdrucks von einem hellen Ring umgeben dargestellt, welcher in natura fortzudenken ist. Nach Flemming Fig. 5.

In Lymphzellen kommt meist nur ein einziges Centralkörperchen vor (Fig. 34) und ist dies ausser der Färbung noch dadurch kenntlich gemacht, dass das Protoplasma in seiner nächsten Umgebung ein deutlich strahliges Gefüge zeigt und die später uns noch öfters beschäftigende Strahlensphäre oder Attractionssphäre bildet. Das Centralkörperchen liegt zuweilen in einer Einbuchtung des Kerns oder, wenn dieser in mehrere Stücke zerfallen ist, was bei den Lymphzellen häufig vorkommt, bald zwischen ihnen an dieser oder jener Stelle des Protoplasmakörpers.

Bei Pigmentzellen (Fig. 35) hat Solger (II. 38) nur die Strahlensphäre als eine helle Stelle zwischen den Pigmentkörnchen gesehen und daraus auf die Anwesenheit eines Centralkörperchens geschlossen.

In den Epithelien der Lunge, in Endothel- und Bindegewebszellen des Bauchfells von Salamanderlarven (Fig. 36 *A*, *B*), fand Flemming fast stets anstatt eines einzigen zwei dicht zusammengelegene Centralkörperchen, entweder in grosser Nähe des im Ruhezustand befindlichen Kerns oder sogar in einer Delle desselben in unmittelbarer Nachbarschaft der Kernmembran. Eine Strahlensphäre war in diesen Fällen meist nicht nachweisbar; zuweilen waren die beiden Polkörperchen, anstatt sich fest zu berühren, ein wenig auseinandergerückt und war dann der erste Anfang einer Spindelbildung zwischen ihnen wahrzunehmen.

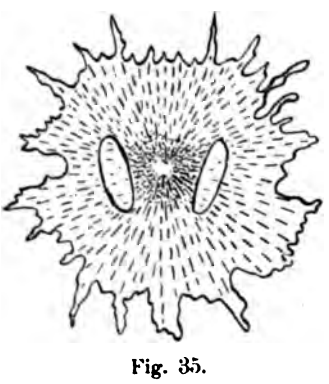


Fig. 35.

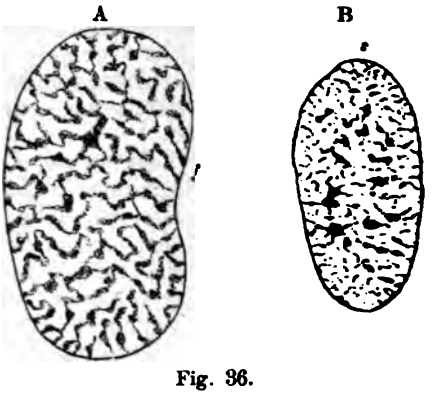


Fig. 36.

Fig. 35. Pigmentzelle des Hechts mit 2 Kernen und 1 Polkörperchen in einer Strahlensphäre. Nach Solger Fig. 2.

Fig. 36. *A* Kern einer Endothelzelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Polkörperchen. Nach Flemming Fig. 2.

B Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Polkörperchen. Nach Flemming Fig. 4.

Von van Beneden (II. 52) ist zuerst die Hypothese aufgestellt worden, dass das Centralkörperchen gleich dem Kern ein constantes Organ jeder Zelle sei und dass es sich neben dem Kern irgendwo im Protoplasma jeder Zelle eingeschlossen finden müsse. Für den ersten Theil dieser Ansicht spricht die Eigenschaft des Centralkörperchens, sich auf dem Wege der Selbsttheilung vermehren zu können (siehe Cap. VI) und seine Rolle beim Befruchtungsprocess (siehe Cap. VII, 1). Die an zweiter Stelle behauptete Zugehörigkeit der Centralkörperchen zum Protoplasma, die jetzt sehr allgemein angenommen wird, scheint mir dagegen weniger sicher gestellt zu sein.

Ich habe früher die Ansicht gehabt und halte sie aus Gründen, die ich später (siehe Cap. VI) anführen werde, auch jetzt noch für beachtenswerth, dass die Centralkörperchen für gewöhnlich Bestandtheile des ruhenden Kerns selbst sind, indem sie nach der Theilung in seinen Inhalt eintreten und bei der Vorbereitung zur Theilung in das Protoplasma wieder austreten. Nur in besonderen Fällen würde das oder die Centralkörperchen auch während der Ruhe des Kerns im Protoplasma selbst verbleiben und dann gewissermaassen neben dem Haupt- noch einen Nebenkern darstellen. Bei dieser Auffassung würde es sich erklären,

dass auch mit den neueren Methoden und optischen Hülfsmitteln sich Centralkörperchen für gewöhnlich neben dem ruhenden Kern im Protoplasma der Zellen nicht nachweisen lassen.

V. Ueber die Molecularstructur organisirter Körper.

Um die chemisch-physikalischen Eigenschaften der organisirten Körper zu erklären, hat Nägeli (V. 17. 18 II. 27. 28) eine Micellarhypothese aufgestellt, welche zwar viel des Subjectiven an sich trägt, immerhin aber geeignet ist, manche complicirte Verhältnisse uns leichter verständlich und vor allen Dingen anschaulicher zu machen. Ein kurzer Abriss der Micellarhypothese, welche schon allein wegen ihrer streng logischen Durchführung Beachtung verdient, mag daher hier Platz finden.

Eine der auffälligsten Eigenschaften der organisirten Körper ist ihre Quellbarkeit, ihr Vermögen, bis zu einem gewissen Grade grosse Mengen Wasser und Substanzen, die in Wasser gelöst sind, in ihr Inneres aufzunehmen. Es kann dies so weit gehen, dass in einem organisirten Körper überhaupt nur wenige Procente fester Substanz enthalten sind.

Entsprechend der Wasseraufnahme nimmt das Volumen des Körpers zu, um sich bei Abgabe von Wasser wieder zu verkleinern. Dabei lagert sich das Wasser nicht in präexistirende, mit Luft gefüllte Hohlräume ein, wie bei einem porösen Körper, sondern es vertheilt sich gleichmässig zwischen die organisirten Theilchen, die, je grösser die Quellung ist, um so mehr auseinander rücken und durch mächtigere Wasserhüllen von einander getrennt werden müssen. Trotz der beträchtlichen Wasseraufnahme findet dabei keine Auflösung der organisirten Substanz statt. Sie verhält sich auch in dieser Beziehung verschieden von einem Krystall von Salz oder Zucker, dem auf der einen Seite die Fähigkeit der Quellung abgeht, der aber auf der andern Seite sich in Wasser auflöst, indem sich seine Moleküle von einander trennen und gleichmässig im Wasser vertheilen.

Quellungsfähigkeit und Unlöslichkeit im Wasser sind Haupteigenschaften der organisirten Körper, ohne welche der Lebensprocess nicht denkbar ist.

Manche organisirte Körper lassen sich durch geeignete Verfahren in eine Lösung überführen, so z. B. Stärke und leimgebende Substanz, wenn sie in Wasser gekocht werden. Aber auch Stärke- und Leimlösungen unterscheiden sich in ihren Eigenschaften sehr wesentlich von Lösungen von Salzen oder Zucker. Diese diosmiren leicht durch Membranen, jene nicht oder nur in geringem Maasse und bilden schleimige oder fadenziehende Lösungen. Schon Graham hat beide Gruppen von Stoffen, welche in Lösung so ungleiche Eigenschaften zeigen, von einander als Krystalloide und Colloide unterschieden.

Nägeli sucht nun alle hier namhaft gemachten Erscheinungen aus Unterschieden in der molecularen Constitution der Körper zu erklären. Wie Atome sich zu Molekülen verbinden und so eine grosse Verschiedenheit chemischer Stoffe erzeugen, so lässt er, damit die complicirteren Eigenschaften der organisirten Körper zu Stande kommen, Gruppen von Molekülen zu noch höheren Einheiten, den Micellen, zusammentreten. Im Verhältnisse zum Molekül besitzt das Micell eine beträchtlichere, wenn auch jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung liegende Grösse und kann nicht

bloss aus Hunderten, sondern aus vielen Tausenden von Molekülen aufgebaut sein.

Nägeli schreibt den Micellen einen krystallinischen Bau zu, gestützt auf die Erscheinungen der Doppelbrechung, welche viele organisirten Körper, Cellulosemembran, Stärke, Muskelsubstanz, selbst das Protoplasma im polarisirten Licht darbieten. Dabei kann ihre äussere Gestalt alle möglichen Formen zeigen, wie auch ihre Grösse eine sehr verschiedene sein wird.

Die Micellen üben eine Anziehung sowohl auf das Wasser als auch auf einander aus, woraus die Quellungserscheinungen zu erklären sind. In einem trockenen, organisirten Körper liegen die Micellen dicht an einander, nur durch geringe Wasserhüllen getrennt, diese vergrössern sich beträchtlich bei der Imbibition, indem zunächst zwischen Wasser und Micellen stärkere Anziehungskräfte wirksam sind als zwischen den Micellen untereinander. Diese werden durch das eindringende Wasser wie durch einen Keil auseinander getrieben; „zu einer Lösung kommt es aber im organisirten Körper nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältnisse abnimmt, als die Anziehungskraft der Micellen unter einander, und so, nachdem die Wasserhüllen eine gewisse Mächtigkeit erlangten, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung, erreicht wird."

Wenn trotzdem durch geeignete Verfahren der Zusammenhang zwischen den Micellen ganz aufgehoben wird, so erhält man eine Micellarlösung. Dieselbe erscheint matt und opalescirend, ein Beweis, dass das Licht ungleich gebrochen wird. Nägeli vergleicht sie mit den schleimigen, opalescirenden Massen, welche Spaltpilze durch Aneinanderlagern erzeugen

Die Unterschiede, die Graham zwischen Lösungen krystalloider und colloider Substanzen aufgestellt hat, beruhen nach Nägeli darauf, dass in den ersteren zwischen den Wassertheilchen vereinzelte Moleküle, in den letzteren aber krystallinische Molekülgruppen oder vereinzelte Micellen vertheilt sind. Die einen sind also Molecular-, die anderen Micellarlösungen (Lösungen von Eiweiss, Leim, Gummi etc.). Die Micellen selbst setzen dem Zerfallen in Moleküle einen grösseren Widerstand entgegen. Gewöhnlich ist dieser Zerfall mit chemischen Umwandlungen verbunden. So kann Stärke durch Umsetzung in Zucker in eine Molecularlösung übergeführt werden, desgleichen Albuminate und leimgebende Substanzen, wenn sie sich in Peptone umwandeln.

In den organisirten Körpern sind die Micellen zu regelmässigen Verbänden vereinigt. In diesen können die einzelnen Micellen aus derselben Substanz oder aus verschiedenen chemischen Substanzen bestehen, von verschiedener Grösse und Form sein; sie können auch innerhalb der Verbände sich noch zu grösseren und kleineren Micellgruppen zusammenschliessen. In den Micellarverbänden scheinen sich im Allgemeinen die Micellen in Ketten aneinander zu hängen, die sich wieder zu einem Gerüst oder Netzwerk mit engeren oder weiteren Maschen verbinden. In den Lücken oder Micellarinterstitien ist Wasser eingeschlossen. „Nur auf diesem Wege wird es möglich, mit wenig Substanz und viel Wasser ein festes Gefüge herzustellen, wie es die Gallerte darbieten."

Das in organisirten Körpern enthaltene Wasser kann sich in drei verschiedenen Zuständen befinden, die von Nägeli als Constitutions-

oder Krystallwasser, als Adhäsionswasser und als Capillarwasser unterschieden werden. Unter dem ersteren versteht man die Wassermoleküle, die wie bei einem Krystall mit den Substanzmolekülen sich zur Constitution des Micells fest und in bestimmter Menge verbunden haben. Adhäsionswasser wird gebildet von den Wassermolekülen, welche an der Oberfläche der Micelle durch Molecularattraction festgehalten werden. „In der Wassersphäre, welche eine Micelle umkleidet, ist in den concentrischen Wasserschichten die Verdichtung und die Unbeweglichkeit des Wassers sehr verschieden, und diese erreicht natürlich unmittelbar an der Oberfläche der Micelle ihren grössten Werth." (Pfeffer.) Das Cappillarwasser endlich füllt ausserhalb der attractiven Wirkungssphäre der einzelnen Micellen die Lücken zwischen den Micellengerüsten aus. „Diese drei Arten von Wasser weichen in dem Grade der Beweglichkeit ihrer Moleküle von einander ab. Das capillare Wasser hat die vollen Molecularbewegungen des freien Wassers; in dem Adhäsionswasser sind die fortschreitenden Bewegungen der Molecüle mehr oder weniger vermindert, und in dem Constitutionswasser befinden sich die Moleküle in einem starren, unbeweglichen Zustande." „Die Diosmose durch eine Membran kann also nur durch das capillare und das Adhäsionswasser vermittelt werden."

Wie an der Oberfläche der Micelle Wassertheilchen durch Molecularattraction festgehalten werden, so können sich ihnen auch andere Stoffe (Kalk- und Kieselsalze, Farbstoffe, stickstoffhaltige Verbindungen etc.) anlagern, nachdem sie in gelöstem Zustand in den organisirten Körper aufgenommen worden sind. Das Wachsthum organischer Substanz durch Intussusception stellt sich Nägeli in der Weise vor, dass Substanztheilchen in gelöstem Zustand in den organisirten Körper eindringen, so zum Beispiel Zuckermoleküle in eine Cellulosemembran, und hier entweder sich den vorhandenen Micellen anlagern und zur Vergrösserung derselben dienen oder zwischen den vorhandenen Micellen zu neuen Micellen gewissermaassen auskrystallisiren. Hierbei würden die als Beispiel benutzten Zuckermoleküle sich in Cellulosemoleküle chemisch umsetzen.

Auf die Nägeli'sche Micellarhypothese wird in späteren Abschnitten öfters Bezug genommen werden, wenn es gilt, sich eine Vorstellung von der complicirten Stoffanordnung im Elementarorganismus zu machen.

Literatur II.

1) **Altmann.** *Die Elementarorganismen u. ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.*
2) **Jul. Arnold.** *Ueber feinere Structur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchows Archiv. Bd. 77. 1879. pag. 181.*
3) **Balbiani.** *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoologischer Anzeiger. 1881. pag. 637.*
4) **van Beneden et Neyt.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.*
5) **Bütschli.** *Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885.*
6) *Derselbe. Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.*
7a) *Derselbe. Ueber die Structur des Protoplasmas. Verhandlungen des Naturhist.-Med.-Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV. Heft 3. 1889. Heft 4. 1890.*

7b) **Bütschli.** *Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. das Protoplasma. 1892.*
8) **Carnoy.** *Mehrere Abhandlungen in La cellule. Recueil de Cytologie et d'histologie générale.*
Derselbe. La cytodiérèse chez les arthropodes. Bd. I.
Derselbe. La vésicule germinative et les glob. polaires chez divers nématodes.
Derselbe. Conférence donnée à la société belge de microscopie. Bd. III.
9) **Engelmann.** *Ueber den fasrigen Bau d. contractilen Substanzen. Pflügers Archiv. Bd. 26.*
10) **Flemming.** *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.*
11) *Derselbe. Ueber Theilung u. Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphären. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37. pag. 249.*
12a) *Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37. pag. 685.*
12b) *Derselbe. Attractionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anatomischer Anzeiger. Bd. VI.*
13) **Fol.** *Lehrbuch der vergleich. mikroskop. Anatomie. Leipzig 1884.*
14a) **Frommann.** *Zur Lehre von der Structur der Zellen. Jenaische Zeitschrift f. Med. und Naturw. Bd. 9. 1875.*
14b) *Derselbe. Zelle. Realencyklopädie der gesammten Heilkunde. 2. Aufl. 1890.*
15) **Haeckel.** *Generelle Morphologie.*
16) **Martin Heidenhain.** *Ueber Kern u. Protoplasma. Festschrift für Kölliker. 1892.*
17) **C. Heitzmann.** *Untersuch. über Protoplasma. Wiener Sitzungsber. math. naturw. Classe. Bd. LXVII. 1873.*
18) **Richard Hertwig.** *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morphol. Jahrbuch. Bd. 2. 1876.*
19a) **Oscar Hertwig.** *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I, II, IV.*
19b) *Derselbe. Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 36. 1890.*
20) **Hofmeister.** *Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.*
21) **E. Klein.** *Observations on the structure of cells and Nuclei. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XVIII. 1878. pag. 315.*
22) **Kölliker.** *Handbuch der Gewebelehre. 1889.*
23) **Kossel.** *Zur Chemie des Zellkerns. Zeitschrift für physiolog. Chemie von Hoppe Seyler. 1882. Bd. 7.*
Derselbe. Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsprodukte. Strassburg 1881.
24) **C. Kupffer.** *Ueber Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe. Schriften des naturwissenschaftl. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I. pag. 229. Heft 3. 1875.*
25) **Leydig.** *Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Thiere. Bonn 1883.*
26) *Derselbe. Zelle und Gewebe. Bonn 1885.*
27) **Nägeli u. Schwendener.** *Das Mikroskop. Theorie u. Anwendung desselben. 1877.*
28) **C. Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig. 1884.*
29) **Pfitzner.** *Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns u. seinen Theilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 22. 1883.*
30) **v. Rath.** *Ueber eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins. Zoolog. Anzeiger. 1890.*
31) **Rauber.** *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb. VIII. 1882.*
32) **Reinke u. H. Rodewald.** *Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Universität Göttingen. Heft 2. 1881.*
33) **Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.*
34) **Schäfer u. E. R. Lankester.** *Discussion on the present aspect of the cell question. Nature. Vol. 36. 1887.*
35) **Schieferdecker u. Kossel.** *Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschl. Körpers.*
36) **Schmitz.** *Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. der Niederrh. Gesellsch. f. Natur u. Heilk. Bonn 1880.*
37) **Frank. Schwarz.** *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. V. Breslau 1887.*
38) **Solger.** *Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. VI. S. 162.*
39) **Strasburger.** *Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. Jena 1876.*
40) *Derselbe. Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. 1876. Bd. X.*
41) *Derselbe. Das botanische Practicum.*

42) **Wiesner.** *Elementarstructur und Wachsthum der lebenden Substanz.*
43) **Zacharias.** *Ueber den Zellkern. Botanische Zeitung. 1882. p. 639.*
44) *Derselbe. Ueber Eiweiss, Nuclein und Plastin. Botanische Zeitung. 1883.*
45) *Derselbe. Ueber den Nucleolus. Botanische Zeitung. 1885.*
46) *Derselbe. Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns u. der Sexualzellen. Botan. Zeitung. 1887. Bd. 45.*
47) *Derselbe. Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Botanische Zeitung. 1890.*
48) **List.** *Untersuch. über das Cloakenepithel der Plagiostomen. Sitzungsber. der kaiserl. Acad. der Wissensch. zu Wien. Bd. XCII. III. Abth. 1885.*
49) **Miescher.** *Verhandl. der naturforschenden Gesellschaft in Basel. 1874.*
50) **Auerbach.** *Organologische Studien. Heft I. 1874.*

DRITTES CAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

I. Die Bewegungserscheinungen.

Alle Räthsel des Lebens, welche Pflanzen und Thiere darbieten, sind schon im Keim in der einfachen Zelle eingeschlossen. Wie der zusammengesetzte ganze Organismus, hat auch jede einzelne Zelle ihr eigenes Leben. Wollen wir daher noch tiefer in das Wesen von Protoplasma und Kern eindringen, so müssen wir uns vor allen Dingen noch mit dem Wichtigsten von Allem, mit ihren Lebenseigenschaften bekannt machen. Das Leben aber, auch das Leben des allereinfachsten Elementarorganismus, ist ein ausserordentlich zusammengesetztes und schwer definirbares Phänomen; es äussert sich, im Allgemeinen ausgedrückt, darin, dass die Zelle kraft ihrer eigenen Organisation und unter den Einflüssen der Aussenwelt beständig Veränderungen erfährt und Kräfte entfaltet, wobei ihre organische Substanz auf der einen Seite unter bestimmten Kraftäusserungen beständig zerstört, auf der andern Seite wieder neu erzeugt wird. Auf dem beständigen Ineinandergreifen organischer Zerstörung und organischer Neubildung beruht, wie Claude Bernard (IV. 1 a) sich ausdrückt, der ganze Lebensprocess.

Am zweckmässigsten lässt sich dieses complicirteste aller Phänomene in vier verschiedene Gruppen von Erscheinungen zerlegen. Jeder lebende Elementarorganismus zeigt uns nämlich vier verschiedene Grundfunctionen oder Grundeigenschaften, in denen sich sein Leben zu erkennen giebt: er kann seine Form verändern und Bewegungen ausführen; er reagirt auf bestimmte Reize der Aussenwelt in verschiedener Weise, ist mithin reizbar; er kann sich ernähren, Stoffe aufnehmen, umwandeln und wieder abgeben, dabei formt er Substanzen, welche zum Wachsthum, zur Gewebebildung und für specifische Leistungen des Lebens dienen; endlich kann er sich durch Fortpflanzung vermehren.

Die Lebenseigenschaften der Zelle besprechen wir daher in vier Capiteln, und zwar in folgender Reihenfolge:

1. die Bewegungserscheinungen,
2. die Reizerscheinungen,
3. den Stoffwechsel und die formative Thätigkeit,
4. die Fortpflanzung.

Daran schliesst sich noch ein besonderes Capitel über den Befruchtungsprocess.

Viele verschiedene Arten von Bewegungen können sich, wie ein ausgedehntes vergleichendes Studium lehrt, am Zellkörper abspielen. Wir unterscheiden hier: 1. die eigentliche Protoplasmabewegung, 2. die Flimmer- und Geisselbewegung, 3. die Bewegung der pulsirenden Vacuolen, 4. die Bewegungen und Formveränderungen, welche Zellkörper passiv erfahren.

Ausser diesen vier Arten giebt es noch einige besondere Bewegungsphänomene, die in späteren Abschnitten zweckmässiger besprochen werden, zum Beispiel die Empfängnisshügel, die an der Eizelle in Folge der Befruchtung entstehen, die Strahlenfiguren, die in der Umgebung des in das Ei eingedrungenen Samenfadens und beim Theilungsprocess der Zelle wahrgenommen werden, die Zerschnürung des Zellkörpers in zwei oder mehrere Stücke bei der Theilung.

I. Die Protoplasmabewegung.

Obwohl von jedem Protoplasma wahrscheinlich Bewegungen ausgeführt werden können, so sind dieselben doch meist wegen ihrer ausserordentlichen Langsamkeit für unsere jetzigen Erkenntnissmittel nicht wahrnehmbar; es sind immer nur vereinzelte Objecte im Pflanzen- und Thierreich, welche sich zum Studium und zur Demonstration des Phänomens eignen. Dasselbe äussert sich theils in einer Veränderung der äusseren Form des Zellkörpers, theils in Verlagerungen der im Protoplasma eingeschlossenen Theile, des Zellenkerns, der Körner und Körnchen und Vacuolen.

Die Erscheinungen fallen etwas verschieden aus, je nachdem es sich um Bewegungen nackter Protoplasmakörper oder solcher handelt, die in eine feste Membran eingeschlossen sind.

a) Bewegungen nackter Protoplasmakörper.

Kleine, einzellige Organismen, weisse Blut- und Lymphkörperchen, Bindegewebszellen u. s. w. führen Bewegungen aus, welche man nach den Amöben, die das Schauspiel am schönsten darbieten, als amöboide bezeichnet.

Wenn man ein Lymphkörperchen des Frosches (Fig. 37) unter geeigneten Bedingungen beobachtet, wird man dasselbe fortwährend Formveränderungen erleiden sehen. An der Oberfläche treten kleine Fortsätze von Protoplasma, die Scheinfüsschen oder Pseudopodien nach aussen hervor; meist bestehen sie zuerst aus hyalinem Protoplasma, in welches nach einiger Zeit Körnerplasma nachströmt. Dadurch vergrössern sich die Füsschen, breiten sich aus und können dann an ihrer Oberfläche wieder neue kleinere Füsschen hervortreiben. Oder sie werden auch durch Zurückfliessen des Protoplasma schwächer und schliesslich ganz eingezogen, während sich an einer anderen Stelle des Körpers neue Fortsätze bilden. Auf diese Weise führen die kleinen Protoplasmakörper durch Ausstrecken und Einziehen ihrer Pseudopodien Ortsveränderungen aus und bewegen sich auf unterliegenden Gegenständen, an deren Oberfläche sie anhaften, mit einer mikroskopisch messbaren Geschwindigkeit kriechend fort. Amöben können in einer Minute eine Wegstrecke von $^1/_2$ mm zurücklegen.

Auf diese Weise wandern weisse Blutkörperchen bei Entzündungsprocessen durch die Wandung von Capillaren und kleineren Blut-

gefässen hindurch, bahnen sich die Lymphkörperchen als Wanderzellen in kleinen Gewebsspalten, wie in den Interlamellarlücken der Hornhaut, ihren Weg, wobei sie nicht unerhebliche Widerstände überwältigen müssen, oder drängen dicht aneinanderschliessende Epithelzellen auseinander und gelangen so an die Oberfläche von Epithelmembranen.

Mit am lebhaftesten erfolgt das Ausstrecken und Einziehen der Pseudopodien bei einer kleinen Amöbe (Fig. 38), welche schon Roesel von Rosenhof 1755 beschrieben und wegen ihres lebhaften Formenwechsels den kleinen Proteus genannt hat.

Fig. 37.

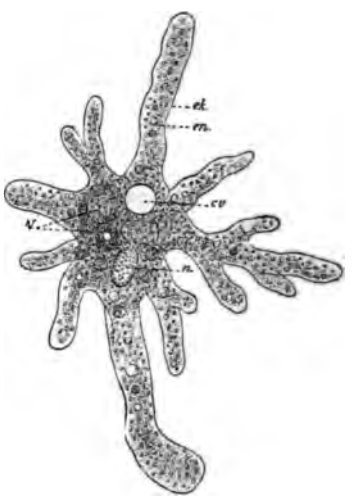


Fig. 38.

Fig. 37. Ein Leukocyt des Frosches, in dem ein Bakterium eingeschlossen ist und verdaut wird. Das Bakterium durch Vesuvin gefärbt. Die beiden Figuren repräsentiren 2 Stadien der Bewegung ein und derselben Zelle. Nach METSCHNIKOFF Fig. 54.

Fig. 38. Amöba proteus. Nach LEIDY. Aus R. HERTWIG Fig. 16. ***n.*** **Kern.** ***cv.*** Contractile Vacuole. *N.* Nahrungsballen. ***en.*** Körnerplasma. ***ek.*** **Hautplasma.**

Einen etwas abweichenden Anblick bietet uns die Protoplasmabewegung bei den Myxomyceten einerseits, bei Thalamophoren, Heliozoën, Radiolarien andererseits dar.

Um von Myxomyceten, deren Plasmodien sich bei einigen Arten, wie bei Aethalium septicum oft als faustgrosse Kuchen auf einer feuchten Unterlage ausbreiten, ein zur Beobachtung geeignetes Präparat zu erhalten, verfährt man am besten so, dass man an den Rand eines Plasmodiums einen schräg geneigten und befeuchteten Objectträger stellt, über dessen nasse Oberfläche man durch eine besondere Vorrichtung Wasser langsam herabrinnen lässt. Die Plasmodien des Aethaliums haben die Eigenschaft, sich dem Wasserstrome entgegen zu bewegen, (Rheotropismus); sie kriechen durch Ausstrecken zahlreicher Pseudopodien auf der benetzten Glasfläche in die Höhe und breiten sich, indem sich benachbarte Pseudopodien durch Queräste verbinden, zu einem feinen, durchsichtigen Netzwerk aus (Fig. 39). Bei starker Vergrösserung untersucht zeigt uns das Netzwerk zweierlei Arten von Bewegungen.

Erstens sieht man in den Fäden und Strängen, die aus einer

peripheren, oft sehr dünnen Lage von hyalinem Protoplasma und aus davon umschlossenem Körnerplasma bestehen, letzteres in einer raschen, fliessenden Bewegung, welche namentlich durch die Ortsveränderung der kleinen Körnchen auffällig wird und sich der Blutcirculation in den Gefässen eines lebenden Thieres vergleichen lässt. Zwischen fliessendem Körnerplasma und ruhendem Hautplasma besteht übrigens keine scharfe Grenze, indem am Rande eines Stromes die Körnchen sich langsamer fortbewegen, zuweilen auch ganz stille stehen, um nach einiger Zeit wieder mit fortgerissen zu werden. In feineren Fäden geht immer nur ein Strom der Länge nach, während in dickeren Aesten oft zwei Ströme in entgegengesetzten Richtungen aneinander vorbeifliessen. „In platten, hautartigen Ausbreitungen," welche sich hie und da im Netzwerk bilden, „laufen meistens zahlreiche verzweigte Ströme entweder nach der gleichen oder nach verschiedenen Richtungen, und nicht selten gehen entgegengesetzte Strömungen dicht neben einander her." Dabei kann die Geschwindigkeit der Strömung an den einzelnen Stellen eine verschiedene sein und kann sich auch allmählich ändern; sie kann so gross sein, dass man bei starker Vergrösserung den vorbeieilenden Körnchen kaum mit dem Auge folgen kann, kann aber auch so langsam werden, dass ein Körnchen kaum seinen Ort zu verändern scheint.

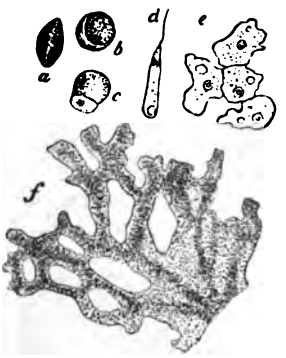


Fig. 39. Chondrioderma difforme. Nach STRASBURGER.
f Theil eines älteren Plasmodiums. *a* trockene Spore. *b* Dieselbe im Wasser quellend. *c* Spore mit austretendem Inhalt. *d* Zoospore. *e* aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern u. contractile Vacuolen zu sehen.)

Die zweite Art der Bewegung besteht in einer Formveränderung der einzelnen Fäden und des ganzen Netzwerks. Wie bei einer Amöbe werden hie und da neue Fortsätze bald ausgestreckt, bald wieder eingezogen; wie dort wölbt sich erst eine homogene Plasmamasse als Höcker hervor, dann folgt das Körnerplasma nach, und sieht es hier zuweilen, wenn die Strömung eine recht lebhafte ist, aus, als werde die Körnermasse mit Gewalt in das sich neubildende Zweigende hineingepresst. Auf diese Weise kann sich das Plasmodium, einer Amöbe gleich, auf einer Unterlage nach einer bestimmten Richtung kriechend fortbewegen. An einem Rande, welchem die Körnerströme vorwiegend zufliessen, werden neue Fortsätze hervorgetrieben, während andere am entgegengesetzten Rande eingezogen werden.

Unter den Rhizopoden bietet die schon auf Seite 26 beschriebene Gromia oviformis (Fig. 40) ein klassisches Object zum Studium der Protoplasmabewegung. Von dem aus der Kapsel herausgetretenen Protoplasma entspringen, wenn der kleine Organismus nicht gestört worden ist, sehr zahlreiche, lange und feine Fäden, die sich in radiärer Richtung wie Strahlen nach allen Seiten im Wasser ausbreiten, hie und da Seitenäste abgeben und zuweilen auch durch solche netzförmig unter einander verbunden werden. Auch die feinsten Protoplasmafädchen zeigen Bewegung. Bei starker Vergrösserung sieht man, wie Max Schultze (I. 29) treffend beschreibt, „ein Gleiten, ein Fliessen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen". „Mit grösserer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie in dem Faden entweder dem peripherischen

Ende desselben zu oder in der umgekehrten Richtung, oft sogar selbst an den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, so dass oft eins das andere überholt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt. „Viele laufen offenbar an der äussersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Oft bemerkt man auch grössere Substanzklümpchen wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen werden, schliessen sich dieser Bewegung an, deren Geschwindigkeit bis 0,02 mm in der Secunde erreichen kann. Wo mehrere Fäden zusammenstossen, sieht man die Körnchen von einem auf den andern übergehen. An solchen Stellen befinden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind.

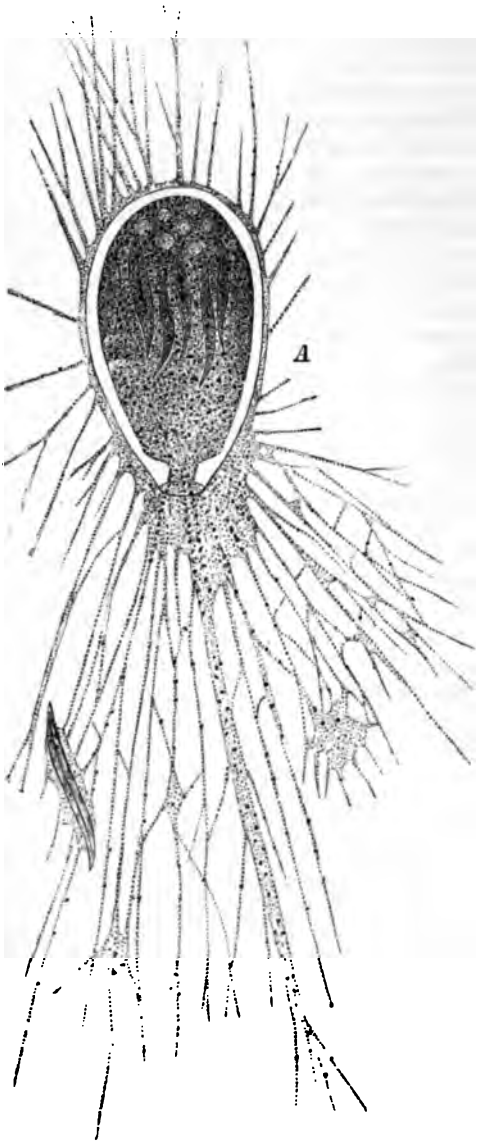


Fig. 40. Gromia oviformis. Nach M. Schultze.

Eine besondere Art der Protoplasmabewegung wird von Engelmann (III. 5 u. 7) noch als Glitschbewegung beschrieben. Sie findet sich besonders bei Diatomeen und Oscillarien. Bei ersteren ist der Protoplasmakörper in eine Kieselschale, bei letzteren in eine Cellulosemembran eingehüllt. Nach aussen von diesen Hüllen findet sich aber noch eine äusserst dünne Schicht von ganz körnchenfreiem Protoplasma, welches beim lebenden Organismus nicht wahrzunehmen ist, zuweilen aber nach Anwendung von Reagentien nachgewiesen werden kann. Dadurch,

dass sich nun dieselbe auf der Kieselschale oder der Cellulosemembran nach einer bestimmten Richtung verschiebt, können sich die kleinen Organismen „auf einer festen Unterlage gleitend oder kriechend fortbewegen." (Engelmann.)

b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen.

Diese Art der Bewegung findet sich hauptsächlich im Pflanzenreich und ist hier im Allgemeinen in den Elementartheilen krautartiger Gewächse besser zu beobachten als bei Sträuchern und Bäumen. Nach de Vries (III. 25) soll sie in keiner Pflanzenzelle ganz fehlen, aber häufig so langsam sein, dass sie sich der directen Wahrnehmung entzieht. Am besten beobachtet man sie in stoffaufspeichernden und leitenden Geweben und zu jenen Zeiten, wo ein intensiver Transport plastischer Stoffe, sei es zur Fortbildung oder zu localer Anhäufung oder zu eigenem Gebrauch stattfindet (de Vries). Die Protoplasmabewegung soll daher auch direct für den Stofftransport in der Pflanze von grosser Bedeutung sein. Seltener ist sie bei niederen Organismen und im Thierreich zu bemerken, so bei Noctiluken, an den blasigen Zellen in der Axe der Tentakeln von Coelenteraten etc.

Man unterscheidet bei den Pflanzen zwei verschiedene Arten der Bewegung als Rotation und als Circulation.

Die schönsten Objecte zum Studium der Rotation, die schon im Jahre 1774 durch Bonaventura Corti (I. 8) beobachtet, dann aber vergessen und von Treviranus wieder aufs Neue entdeckt wurden, liefern uns die Characeen, ferner die Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae und Trianea bogotensis, die Blätter von Vallisneria spiralis etc. In den grossen Zellen der Characeen breitet sich das Protoplasma, wie schon auf Seite 29 beschrieben wurde, nur als eine zusammenhängende dicke Lage an der Innenfläche der Cellulosemembran aus und umgiebt als ein geschlossener Sack den reichlichen Zellsaft. Am wandständigen Protoplasma sind stets zwei gesonderte Schichten zu erkennen, eine äussere, an die Cellulose grenzende und eine innere, dem Zellsaft zugekehrte. Die erstere befindet sich stets in Ruhe; sehr dünn ist sie bei Hydrocharis, relativ dick bei Characeen, bei denen sie auch in grosser Zahl die Chlorophyllkörner einschliesst, an denen man keine Ortsveränderung wahrnimmt. Die ruhende geht allmählich in die innere bewegliche Schicht über, die bei Chara zwar keine Chlorophyllkörner, aber Zellkerne und Körnchen einschliesst. Das im Verhältniss zur Aussenschicht wahrscheinlich wasserreichere Protoplasma der Innenschicht zeigt eine rotirende Strömung in der Weise, dass in den langgestreckten Zellen der Strom an der einen Längswand in die Höhe steigt, dann an der oberen Querwand nach der anderen Längswand umbiegt, an dieser nach abwärts fliesst und endlich an der unteren Querwand wieder zum Ausgangspunkt zurückgelangt, von wo der Kreislauf wieder von Neuem beginnt. Zwischen auf- und absteigendem Strom befindet sich ein mehr oder minder breiter Indifferenzstreifen, in dessen Bereich sich das Protoplasma in Ruhe befindet und gewöhnlich auf eine sehr dünne Schicht reducirt ist. Bei Nitella fehlen längs des Indifferenzstreifens die Chlorophyllkörner in der Aussenschicht.

Ein Uebergang von der rotirenden Bewegung des Protoplasma zur Circulation wird durch die „sogenannte springbrunnenartige Rotation vermittelt" (Klebs. III. 14). Diese im Allgemeinen seltene

Form kommt in jungen Endospermzellen von Ceratophyllum, in jungen Holzzellen des Blattstiels von Ricinus etc. vor. Hier bedeckt das Protoplasma einmal als dicke Schicht die Innenfläche der Cellulosewand, durchsetzt aber ausserdem noch als ein dicker, centraler Strang den Saftraum der Zelle ihrer Länge nach. Ein einziger Strom fliesst nun im centralen Strang entlang, breitet sich dann an der Querwand, auf die er stösst, nach allen Seiten wie bei einer Fontäne aus und bewegt sich von hier im Wandbeleg zur entgegengesetzten Querwand, an welcher die Strömung wieder in den Axenstrom einbiegt.

Die als Circulation bezeichnete Bewegung beobachtet man bei solchen pflanzlichen und thierischen Zellen, bei denen das Protoplasma sich sowohl als dünne Schicht unter der Membran, als auch in feineren und stärkeren, netzartig verbundenen Fäden im Saftraum ausbreitet.

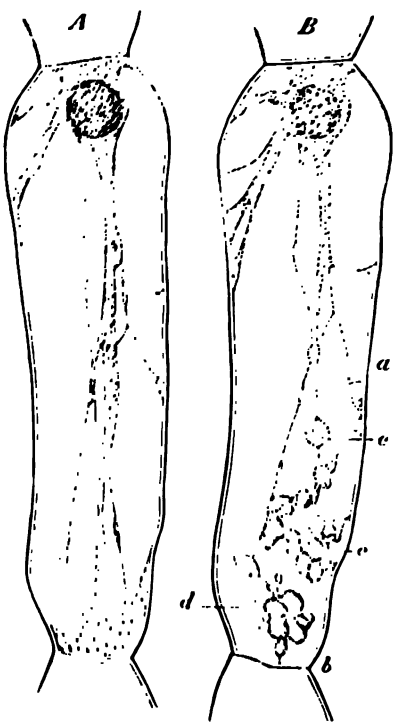


Fig. 41. *A* u. *B* **Zelle eines Staubfadenhaares von Tradescantia virginica.** *A* Ungestörte Protoplasmaströmung. *B* Protoplasma nach Reizung kugelig zusammengeballt. *a* Zellwand, *b* Querwand zweier Zellen, *c*, *d* Protoplasma zu Klumpen zusammengeballt. (Nach Kühne.) Aus Verworn Fig. 13.

Die am meisten studirten Untersuchungsobjecte sind die Staubfadenhaare von den verschiedenen Tradescantiaarten, die jungen Haare von Brennnesseln und Kürbissprossen.

Das Phänomen der Circulation ist ein ähnliches, wie wir es an dem Protoplasmanetz der Myxomyceten und den feinen Pseudopodien der Rhizopoden kennen gelernt haben. Es setzt sich wie dort aus zwei Arten von Bewegungen zusammen. Einmal unterscheidet man die Körnchenströmung. In den feinsten Fäden bewegen sich die Körnchen nach einer Richtung bald langsamer, bald rascher vorwärts; im Wandbeleg und in den breiteren Bändern circuliren oft mehrere getrennte Ströme dicht neben einander, bald in der gleichen, bald auch in entgegengesetzter Richtung. Chlorophyll- und Stärkekörner, die in dem Protoplasma liegen, werden durch die Strömung ebenso wie der Zellenkern langsam mitgeführt. Auch hier befindet sich eine äusserste, der Cellulosemembran anliegende Schicht von hyalinem Protoplasma in relativer Ruhe. Zweitens bewegt sich auch langsam der Protoplasmakörper im Ganzen und verändert in Folge dessen seine Form. Breite Bänder werden verdünnt, und können nach einiger Zeit ganz eingezogen werden, feine Fäden nehmen an Masse zu, neue Fortsätze bilden sich, wie neue Pseudopodien von Myxomyceten oder Rhizopoden nach aussen hervorgestreckt werden. Bald haben sich hier, bald dort im Wandbeleg grössere Protoplasmamassen angehäuft, während an andern Stellen Verdünnung eingetreten ist.

c) Erklärungsversuche der Protoplasmabewegung.

Von verschiedenen Forschern [Quincke (III. 17), Bütschli (II. 7 b), Berthold (III. 2) u. A.] ist in letzter Zeit der Versuch gemacht worden, die Protoplasmabewegung mit Bewegungserscheinungen, welche Gemische unorganisirter Substanzen darbieten, zu vergleichen und aus ihnen zu erklären.

Quincke hat die Bewegungserscheinungen, die an den Berührungsflächen verschiedener Flüssigkeiten entstehen, genauer untersucht. Er brachte einen Tropfen eines Oelgemisches, dessen specifisches Gewicht ein wenig grösser als das des Wassers war und welches aus Mandelöl und Chloroform hergestellt wurde, in ein Glas mit Wasser und liess darauf durch ein feines Capillarröhrchen einen Tropfen zweiprocentiger Sodalösung an die Oelkugel herantreten. Dieselbe erfuhr hierauf Gestaltveränderungen ähnlich denen, welche gewisse Amöben bei mikroskopischer Beobachtung zeigen. Dieselben erklären sich dadurch, dass die Sodalösung sich allmählich über die Oeloberfläche ausbreitet und dabei eine Seife bildet.

In analoger Weise beurtheilt Quincke das Wesen der Protoplasmabewegung. Bei der Plasmolyse von Pflanzenzellen zerfällt ihr Protoplasmakörper zuweilen in zwei oder mehr Kugeln, die sich beim Ausdehnen entweder wieder vereinigen oder durch eine ebene Fläche getrennt bleiben, wie zwei gleich grosse Seifenblasen, die man miteinander in Berührung bringt. Aus diesen Erscheinungen wird mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften fester und flüssiger, dünner Lamellen geschlossen, dass der Protoplasmakörper von einer sehr dünnen, flüssigen Membran umgeben sein müsse, ähnlich wie bei einer Seifenblase die Luft von einer dünnen Haut aus Seifenwasser eingeschlossen ist. „Die Substanz der den Plasmakörper umgebenden Membran," so folgert Quincke weiter, „muss eine Flüssigkeit sein, welche im Wasser Tropfen bildet. Da von allen bekannten Stoffen der organischen Natur nur Oele diese Eigenthümlichkeit zeigen, so muss sie aus fettem Oel oder flüssigem Fette bestehen. Die Dicke dieser Oelschicht kann sehr gering sein, kleiner als 0,0001, so dass man sie mikroskopisch nicht mehr wahrnehmen kann." Durch die Einwirkung des Eiweisses auf das Oel entsteht an ihren Berührungsflächen eine Substanz, die sich in Wasser löst und ausbreitet, ähnlich wie die aus Soda und Oel gebildete Seife. Sie wird daher als Eiweissseife bezeichnet.

Die Ursache für die Protoplasmabewegung erblickt nun Quincke in der periodischen Ausbreitung von Eiweissseife an der inneren Oberfläche der Oelhaut, welche den Plasmakörper einhüllt. Die Seife wird an der Berührungsfläche in demselben Maasse immer wieder neugebildet, als sie gelöst wird und in die umgebende Flüssigkeit diffundirt. Daraus, dass für den chemischen Vorgang die Gegenwart von Sauerstoff nothwendig ist, erklärt es sich, dass bei Fehlen desselben die Protoplasmabewegung stockt, desgleichen erklärt sich aus den chemisch-physikalischen Bedingungen ihr Stillstand bei zu hohen und zu niedrigen Temperaturen.

Angeregt durch Quincke's Untersuchungen und ausgehend von der Annahme einer schaumigen Structur des Protoplasma, nahm Bütschli einige interessante Experimente vor, welche ihm Licht auf die Ursachen der Protoplasmabewegung zu werfen schienen. Er stellte sich in verschiedener Weise Oelschäume her. Die feinsten und lehrreichsten Schäume erhielt er, wenn er einige Tropfen Olivenöls, das im Wärme-

schrank eingedickt worden war, mit sehr fein pulverisirtem K^2CO^3 zu einem zähen Brei vermischte und ein kleines Tröpfchen desselben in Wasser brachte. Der entstehende Schaum, dessen sehr kleine Vacuolen mit einer sich bildenden Seifenlösung gefüllt sind, sieht milchweiss aus; durch Zusatz von dünnem Glycerin lässt er sich aufhellen. Dabei treten lebhafte Strömungen auf, die volle 6 Tage an einem gelungenen Präparate im Gang bleiben und den Protoplasmabewegungen einer Amöbe ausserordentlich gleichen. „Nach einer Stelle des Randes zog der Strom durch die Axe des Tropfens hin, floss dann vom Rande nach beiden Seiten und hinten ab, um allmählich wieder in den centralen Strom einzutreten." „Bald hier, bald dort wird ein flacher Fortsatz hervorgeschoben, wieder zurückgezogen und so fort, ja manchmal gerathen einzelne Tropfen auf einige Zeit in ziemlich lebhafte Ortsbewegung." Bütschli erklärt nach den Versuchen von Quincke die Bewegungsphänomene in der Weise, dass „an irgend einer Stelle der Oberfläche einige feine Schaumwaben platzen, und dass an dieser Stelle Seifenlösung an die Oberfläche des Tropfens tritt, welche von einer ganz dünnen Oellamelle gebildet wird. Die Folge hiervon muss eine Herabsetzung der Oberflächenspannung an dieser Stelle und daher ein schwaches Vorwölben derselben und Abströmen von ihr sein. Beides veranlasst, dass Schaummasse von innen zu dieser Stelle strömt. Bei diesem Zustrom zur Ausbreitungsstelle dürften wieder einige Maschen platzen und so fort, so dass die einmal angeregte Strömung an dieser Stelle fortdauert, wenn nicht erhebliche Störungen auftreten." Bütschli ist von der principiellen Uebereinstimmung der Strömungen in den Oelschaumseifetropfen mit der amöboiden Protoplasmabewegung überzeugt.

Die von Quincke und Bütschli angestellten Experimente sind von hohem Interesse, insofern sie zeigen, dass sich mit relativ einfachen Mitteln schon complicirte Bewegungsphänomene hervorrufen lassen. Gegen ihre Schlussfolgerung aber, dass bei der Protoplasmabewegung ähnliche Vorgänge stattfinden, lassen sich wohl verschiedenartige Bedenken erheben. Schon die Annahme, dass der Protoplasmakörper von einer feinen Oellamelle überzogen sei, ist eine sehr fragwürdige. Aus der Thatsache allein, dass das Protoplasma sich aus sehr vielen chemischen Stoffen zusammensetzt, die fortwährend im Stoffwechselprocess, auf dem das Leben beruht, chemisch-physicalische Veränderungen erfahren, dürfen wir schliessen, dass die Bedingungen für die Bewegungen viel complicirterer Art sein werden, als in einem sich bewegenden Tropfen von Oelschaumseife, und zwar in demselben Maasse, als chemische Zusammensetzung und Organisation der beiden in Vergleich gezogenen Objecte eine himmelweit verschiedene ist. (Vergleiche auch hierüber das auf Seite 20 Gesagte, und Verworn: Die Bewegung der lebendigen Substanz (III. 24). Ferner bilden Protoplasmaströmung, radiäre Anordnung um Attractionscentren, Flimmer- und Geisselbewegung, Muskelcontraction eine Gruppe zusammengehöriger Vorgänge, die eine einheitliche Erklärung verlangen. Eine solche können nun weder die von Quinke noch die von Bütschli angestellten Experimente geben. Die von ihnen an Stoffgemischen hervorgerufenen Bewegungen verhalten sich zu den Bewegungen der lebendigen Körper, wie die Structur der von Traube erzeugten künstlichen Zellen zu der Structur der lebendigen Zellen.

Um zu zeigen, wie schon durch einfache Ausbreitung eines Oeltropfens auf wässerigen Lösungen sehr verschiedenartige Bilder entstehen, welche den einzelnen Arten von Pseudopodienausbreitung sehr

ähnlich sehen, diene Figur 42, welche einer Schrift von Verworn (III. 24) entnommen ist. *a—d* „ist ein Tröpfchen Provenceröl, das sich auf einer schwachen Sodalösung von verschiedener Concentration ausbreitet und bei *a* die Form von Amöba guttula, bei *b* und *c* die Form von Amöba proteus, bei *d* die Form eines Myxomycetenplasmodiums zeigt. Fig. 42 *e* und *f* ist Mandelöl, das heliozoën- und radiolarienähnliche Pseudopodienbildung besitzt, und Fig. 42 *g* ist ein aus Lehmanns Molecularphysik übernommenes Bild eines Kreosottropfens auf Wasser, der ein typisches Actinosphärium nachahmt. (Verworn III. 24. Seite 47.)"

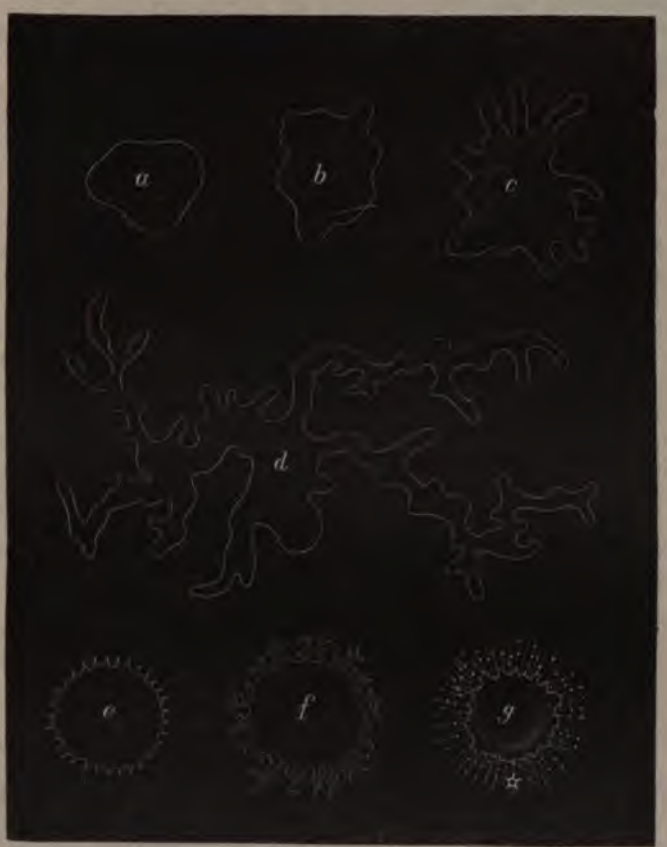


Fig. 42. Ausbreitungsformen von Oeltropfen. Nach Verworn Fig. 11.

Andere Versuche, die Protoplasmabewegungen zu erklären [Engelmann (III. 6), Hofmeister (II. 20) Sachs], führen uns auf das Gebiet der Theorieen über die Molecularstructur der organisirten Körper, indem als Ursache der Bewegungen die active Formveränderung kleinster Theilchen angenommen wird. Wieder nach einer anderen Richtung bewegt sich der jüngste Erklärungsversuch von Verworn (III. 24). Eine Erörterung derselben würde uns zu weit führen.

Alles in Allem lässt sich wohl von allen bisher aufgestellten Hypothesen sagen, dass keine uns eine befriedigende Vorstellung von den Ursachen und mechanischen Verhältnissen der Plasmabewegungen zu

geben vermag, und dass wir uns daher noch auf eine einfache Beschreibung der beobachteten Verhältnisse beschränken müssen. Auch ist dies kaum zu verwundern, wenn wir erwägen, wie schon über die feinere Structur des Protoplasma (Siehe Seite 17—23) so sehr abweichende Ansichten bestehen, was natürlich auch auf die Erklärung der Protoplasmabewegung von Einfluss sein muss.

II. Die Geissel- und Flimmerbewegung.

Bedeutendere Ortsveränderungen als durch Ausstrecken von Pseudopodien erzielen einzellige Organismen durch die Geissel- und Flimmerbewegung.

Geisseln und Flimmern sind feine, haarartige Fortsätze, die sich in geringerer oder grösserer Anzahl von der Oberfläche der Zelle erheben. Sie bestehen aus einer homogenen, körnchenfreien Substanz und gleichen in dieser Beziehung kurzen, dünnen Pseudopodien, wenn diese nur aus Hyaloplasma gebildet sind; sie unterscheiden sich aber von ihnen einmal durch die verschiedene und energischere Art ihrer Bewegung und zweitens dadurch, dass sie nicht vergängliche Gebilde sind, da sie dauernd in Funktion bleiben, ohne aus- und eingezogen zu werden. An der Wurzel hängen indessen Flimmer- und Pseudopodienbewegung zusammen, wie die Beobachtungen von de Bary (I. 2) an Schwärmern von Myxomyceten, von Haeckel, Engelmann, R. Hertwig (III. 12b) etc. an Rhizopoden gelehrt haben.

Viele niedere Organismen pflanzen sich nämlich durch kleine Keime fort, die wie Amöben aussehen und sich auch nach Art derselben fortbewegen. (Fig. 43.) Solche Keime strecken nun nach einiger Zeit gewöhnlich zwei fadenartige Pseudopodien hervor (Fig. 43 a), die langsam pendelnde Bewegungen ausführen und zu Geisseln werden, während der übrige Körper sich durch Einziehen aller übrigen Fortsätze abrundet. Indem die Bewegungen stärker werden, eilt der Keim mit Hülfe der beiden Geisseln im Wasser fort (Fig. 43 b.) Aus der kleinen Amöbe ist ein „Schwärmer" geworden.

Fig. 43. Microgromia socialis. Eine durch Theilung entstandene, aus der Kolonie ausgewanderte amöboide Zelle (*a*) wandelt sich durch Einziehen der Pseudopodien mit Ausnahme zweier, welche zu Geisseln werden, in den Schwärmer (*b*) um. Aus Hertwig Taf. I. Fig. 6*d* u. *e*.

Auf solche Befunde gestützt, können wir wohl sagen, dass sich die Geisseln aus feinen Protoplasmafortsätzen entwickelt haben, die in besonderem Maasse contractil geworden sind und dementsprechend eine vom übrigen Protoplasma etwas abweichende Beschaffenheit gewonnen haben. Sie können daher auch als besondere, aus contractiler Substanz bestehende Plasmaproducte oder Zellorgane betrachtet werden.

Geisseln und Flimmern nehmen immer direct vom Zellkörper selbst ihren Ursprung. Ist dieser von einer Membran umgeben, so treten sie durch Poren derselben hindurch. An ihrer Basis sind sie immer etwas dicker, beginnen oft an der Oberfläche des Protoplasma mit einem kleinen, knopfartigen Ansatzstücke, nach dem freien Ende zu verjüngen sie sich allmählich zu einer feinen Spitze.

Die Flimmerorgane finden sich entweder nur in geringer Anzahl (1—4) an einem Ende der Zelle, sie sind dann meist länger und kräftiger und werden mit einem besonderen Namen als Geisseln oder

Flagellen bezeichnet, oder sie bedecken in sehr grosser Anzahl, oft zu Tausenden, die ganze Oberfläche der Zelle, sind dann kleiner und zarter und heissen Flimmern (Wimpern, Cilien).

a) Zellen mit Geisseln.

Die Geisseln sind entweder am vorderen oder am hinteren Ende des Körpers angebracht, was eine verschiedene Art der Fortbewegung zur Folge hat. Im ersteren Fall gehen die Geisseln bei der Bewegung voran, während der Körper nachgeschleppt wird. Im zweiten Fall stösst die Geissel durch ihre Bewegungen den Körper vor sich her. Das eine findet sich hauptsächlich bei den Flagellaten und verwandten Organismen, (Fig. 44 *A. B. C*) manchen Bakterienformen (Fig. 33. *B*), den pflanzlichen Samenfäden (der Moose, Farne, Equisetaceen), sowie bei den Schwärmsporen, unter welchem Namen die Fortpflanzungskörper vieler Algen und mancher Pilze zusammengefasst werden; das zweite zeigt sich bei den Samenfäden der meisten Thiere. (Fig. 45.)

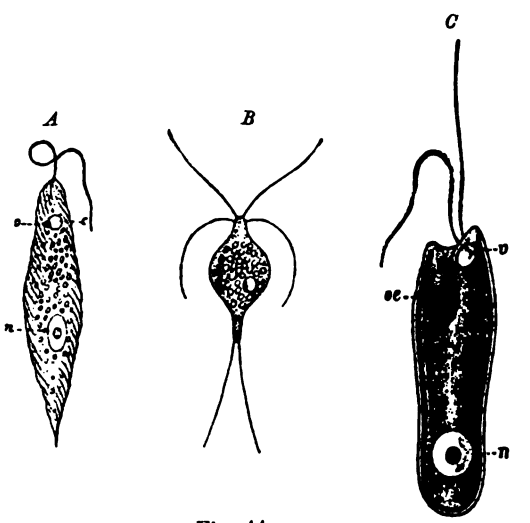


Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 44. *A* Euglena viridis. Nach Stein. *n* Kern. *c* Contractile Vacuole. *o* Pigmentfleck.

B Hexamitus inflatus. Nach Stein.

C Chilomonas Paramaecium. Nach Bütschli. *oe* Cytostom. *v* Contractile Vacuole. *n* Kern. Aus R. Hertwig Fig. 130—132.

Fig. 45. Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten. Dieselben bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*).

Die Arbeitsleistung, welche die Flimmerorgane einzelliger Organismen bei der Fortbewegung derselben zu erfüllen haben, ist eine doppelte. Erstens muss durch ihre Thätigkeit der Zellkörper im Wasser schwebend erhalten werden, da sein specifisches Gewicht etwas grösser als das des umgebenden Mediums ist. Es geht dies ja schon einfach aus dem Umstande hervor, dass sich todte Schwärmsporen und Samenfäden bald am Boden des Gefässes niedersetzen. Zweitens muss durch die Flimmerarbeit der Körper in bestimmter Richtung fortgetrieben werden.

Mit der Mechanik der Bewegung pflanzlicher Schwärmzellen hat sich Nägeli (III. 16) am eingehendsten beschäftigt. Nach diesem Forscher wird durch die Schwingungen der Geisseln dem Körper eine zweifache Bewegung mitgetheilt, ein Vorrücken und eine gleichzeitige Drehung um seine eigene Axe. Die Bewegung ist daher eine ähnliche, wie von einer Kugel, die aus einem gezogenen Flintenlauf abgeschossen wird. Dabei lässt dieselbe drei verschiedene Typen unterscheiden:

„An vielen Schwärmzellen, sie mögen in einer geraden oder etwas gebogenen Linie vorwärts gehen, bleiben das vordere und das hintere Ende ihrer Axe genau in dieser Bahn; sie schwimmen steif und ohne Schwanken vorwärts. An anderen sieht man deutlich, dass sie eine gerade oder etwas gebogene Schraubenlinie beschreiben, wobei eine Drehung um die Axe immer einem Umlauf der Schraube entspricht (sodass also die nämliche Zellseite stets nach aussen gekehrt ist), und wobei ihre Axe mit der Axe der Schraubenbahn parallel läuft. Endlich giebt es noch andere Schwärmzellen, deren vorderes Ende in einer Schraubenlinie, deren hinteres aber in einer geraden Linie oder in einer Schraube von geringerem Durchmesser vorwärts geht. Die Natur der zweiten und dritten Bewegung erkennt man nur ganz deutlich, wenn sie langsam stattfinden. Sowie sie schneller werden, erkennt man nur ein Schwanken, das besonders bei der letzteren einen eigenthümlichen Charakter hat."

Die Richtung, in welcher sich die Schwärmzellen um ihre Längsachse drehen, ist gewöhnlich für jede Art, Gattung oder Familie constant; manche drehen sich „südwestlich" (Ulothrix), andere „südöstlich" (Samenfäden der Farne), einige endlich sind drehungsvage, da sie sich bald südöstlich, bald südwestlich drehen (Gonium). Wenn Schwärmzellen an irgend einen Gegenstand anstossen, so hören sie eine Zeit lang auf, sich vorwärts zu bewegen, fahren aber fort, sich um ihre Längsaxe zu drehen. Dann erfolgt meist ein Zurückweichen, wobei sie mit dem hintern Ende vorangehen und sich in absteigend-entgegengesetzter Richtung drehen. Diese Rückwärtsbewegung dauert meist nur kurze Zeit und ist immer langsamer: sie wird bald wieder durch die normale Bewegung vertauscht, die meist in einer etwas abgelenkten Richtung erfolgt."

Durch seine Beobachtungen ward Nägeli zu der Annahme geführt, „dass die Schwärmzellen und Samenfäden bei vollkommen regelmässiger Form, bei symmetrischer Vertheilung der Masse und bei Homogeneität des Mediums in einer geraden Linie dahinschwimmen würden, — und dass alle Abweichungen, sowohl rücksichtlich der Axendrehung, als der Fortbewegungsbahn davon herrühren, dass die beweglichen Körper nicht symmetrisch gebaut sind, ihren Schwerpunkt nicht im Centrum haben und nicht ringsum gleichmässige Reibungswiderstände erfahren".

Mit Hülfe der Geisseln wird eine viel rascherе Fortbewegung als durch das Kriechen mit Pseudopodien erzielt. Nach Nägeli gebrauchen die Schwärmzellen, um den Weg von 1 Fuss zu durchlaufen, gewöhnlich eine Stunde, die schnellsten bloss $^1/_4$ Stunde. Während der Mensch während einer Secunde beim gewöhnlichen Gehen etwas mehr als die Hälfte seiner Länge zurücklegt, beträgt der von einer Schwärmspore in derselben Zeit durchmessene Raum nicht ganz das Dreifache ihres Durchmessers. Wenn unter dem Mikroskop uns die Bewegung eine sehr lebhafte zu sein scheint, so muss man sich vergegenwärtigen, dass dieselbe, der angewandten Vergrösserung entsprechend, schneller erscheint, als sie in Wahrheit ist, da ja der durchlaufene Weg auch vergrössert

worden ist. Die Fortbewegung ist eine absolut geringe. „Ohne Vergrösserung würde man, auch wenn die Organismen vollkommen deutlich wären, ihre Bewegung wegen der Langsamkeit nicht sehen."

Thierische Samenfäden (Fig. 45) unterscheiden sich dadurch von den pflanzlichen Schwärmzellen, dass der einfache Geisselfaden am hinteren Ende des Körpers angebracht ist und so denselben vor sich hertreibt. Der Faden führt dabei schlängelnde Bewegungen aus in ähnlicher Weise, wie der Körper mancher Fische. In einigen Fällen besitzt er noch eine complicirtere Structur, indem er mit einer feinen contractilen oder undulierenden Membran besetzt ist. Letztere ist dem Flossensaum eines Fisches vergleichbar; sie findet sich besonders schön am Schwanztheile der grossen Samenfäden von Salamandra und Triton entwickelt (Fig. 46).

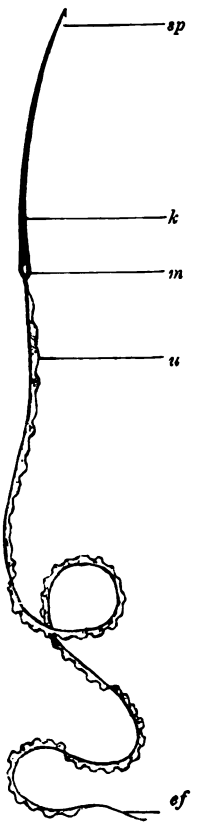


Fig. 46. Samenfaden von Salamandra maculata.
k Kopf. *m*. Mittelstück. *ef* Endfaden. *sp*. Spitze. *u* undulirende Membran.

Bei Untersuchung derselben vermittelst stärkerer Vergrösserungen sieht man über die Oberfläche der undulirenden Membran fortwährend von vorn nach hinten fortschreitende Wellen verlaufen. „Dieselben entstehen, „wie Hensen auseinandersetzt," dadurch, dass successive jeder Querschnitt des Schwanzes in die beiden extremen Stellungen (Fig. 47) übergeht. Hat das von oben gesehene Stück des Saumes I bis I^1 (Fig. 47) zur Zeit 0 die angegebene Lage, so wird es am Ende des ersten Viertels der Periode die Stellung II bis II^1 oder, was dasselbe ist, die Stellung II^1 bis II^2 einnehmen. Am Ende des zweiten Viertels ist II^1 bis II^2 in die Lage III bis III^1 oder, was dasselbe ist, in III^1 bis III^2 übergegangen. Am Ende des dritten Viertels der Periode ist dann III^1 bis III^2 in die Lage IV bis IV^1 übergegangen und wird am Ende der ganzen Periode wieder die Stellung I bis I^1 einnehmen. Alle diese Bewegungen erfolgen mit einer gewissen Kraft und Geschwindigkeit; es fragt sich, wie daraus eine Vorwärtsbewegung entstehen kann? Ein Flächenelement des Saumes (Fig. 47) bewegt sich, wie der Pfeil angiebt, von α nach γ mit der Kraft $\varkappa = \alpha\gamma$. Diese Kraft kann zerlegt werden in die Componenten $\alpha\beta$ und $\beta\gamma$. Die Kraft $\alpha\beta$ drückt in der Richtung des Saums, comprimirt ihn und giebt wahrscheinlich keinen äusseren Effect. Die Kraft $\beta\gamma$ lässt sich weiter zerlegen in $\gamma\delta$ und $\gamma\varepsilon$. $\gamma\varepsilon$ treibt das Wasser gerade nach rückwärts, und insoweit dieses dem Druck widersteht, treibt das Körperchen nach vorwärts. Die Kraft $\gamma\delta$ würde das Körperchen um die eigene Axe rotiren machen, doch ihr wirkt die gleiche, aber entgegengesetzte Kraftcomponente entgegen, welche an allen Orten sich entwickelt, wo die Pfeile in entgegengesetzter Richtung (also z. B. über D) verlaufen. Im Uebrigen giebt Fig. D dieselbe Kraft $\gamma\varepsilon$ wie Fig. C. Nur die schraffirten Flächen der Fig. A entwickeln der Componente $\gamma\varepsilon$ entgegengesetzte

Kräfte. Man sieht aber, dass die Grösse der betreffenden Flächen und damit ihre Kraftcomponenten durchaus zurücktreten" (Hensen III. 11).

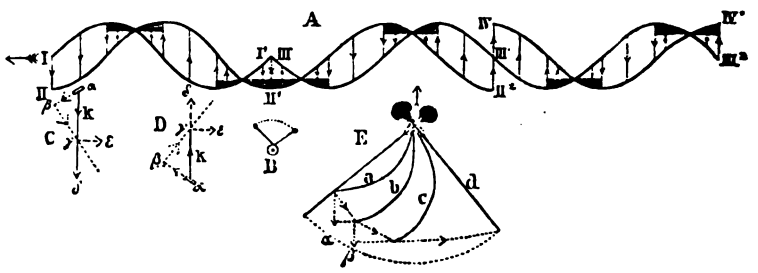


Fig. 47. Zur Erklärung des Mechanismus der Samenbewegung. Nach Hensen Fig. 22.

A Die vier Phasen der Stellung, welche der Wimpersaum einnimmt, wenn eine Welle über ihm hinläuft. I bis I^1 die erste, II bis II^1 bis II^2 die zweite, III bis III^1 bis III^2 die dritte, IV bis IV^1 die vierte Phase der Biegung des Saums in der Länge einer Welle. *B* Durchschnitt des Schwanzfadens und Saums in den zwei Stellungen stärkster Elongation. C und *D* Zerlegung der Kräfte des Saums. *E* Bewegung eines gewöhnlichen Samenkörperchens. *a b c* verschiedene Phasen der Bewegung.

b) Zellen mit vielen Flimmern.

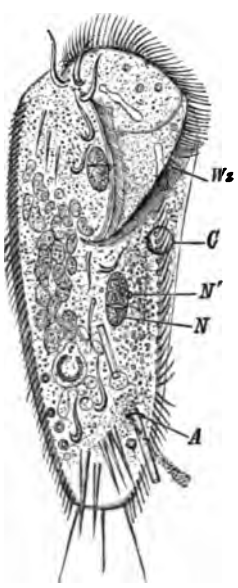


Fig. 48. Stylonychia mytilus, nach Stein (aus Claus, Zoologie) **von der Bauchfläche gesehen.**

Wz adorale Wimperzone. *C* Contractile Vacuole. *N* Nucleus. N^1 Nucleolus. *A* After.

Durch reichliche Bewimperung zeichnen sich unter den niederen, einzelligen Organismen besonders die Infusorien aus, die deswegen auch den Namen der Ciliaten führen (Fig. 48). Im Vergleich zu den Geisseln sind die Cilien, Flimmern oder Wimpern von viel geringerer Grösse, meist circa 0,1—0,3 μ dick und etwa 15 μ lang. Ihre Zahl kann sich auf mehrere Tausende belaufen. So wurde sie bei Paramaecium aurelia auf annähernd 2500 berechnet. Für das parasitische Balantidium elongatum der Frösche, welches eine Länge von 0,3 erreicht und sehr dicht bewimpert ist, nimmt Bütschli (III. 3) an, dass seine Cilien wohl nach Zehntausenden geschätzt werden müssen. Gewöhnlich sind dieselben in vielen Längsreihen angeordnet, die entweder nur auf einen Theil der Körperoberfläche beschränkt sind oder dieselbe in spiralen Touren rings umziehen.

Neben den Cilien kommen bei vielen Infusorien noch besondere grössere Bewegungsorgane vor, die Cirren und die undulirenden Membranen. Erstere unterscheiden sich von den Cilien durch grössere Dicke und Länge und dadurch, dass sie an der Basis breit entspringend in eine feine Spitze auslaufen (Fig. 48). Ferner zeigen sie wie andere besonders contractile Gewebe (Muskelfasern) eine fibrilläre Differenzirung, sodass sie sich in viele feine Fibrillen

zerfasern lassen (Bütschli). Cirren treten besonders häufig bei hypotrichen Infusorien und in der Umgebung der Mundöffnung auf. Auf letztere sind auch die undulirenden Membranen in ihrer Ausbreitung beschränkt. Sie sind flächenartig entwickelte Bewegungsorgane, welche häufig von der Basis gegen den freien Rand zu deutlich fein gestreift sind und daher wohl ebenfalls wie die Cirren eine fibrilläre Structur besitzen.

Die Bewegungsweise der Infusorien ist eine sehr mannichfaltige. Meist dreht sich ihr Körper, wenn er sich frei durch das Wasser bewegt, um seine Längsaxe. Die Richtung der Bewegung kann wechseln, die Thätigkeit der Wimpern kann plötzlich verlangsamt, plötzlich beschleunigt werden, sie kann auch kurze Zeit still stehen ohne besondere äussere Veranlassung. So kommen verschiedenartige Bewegungsformen, die scheinbar den Eindruck des Willkürlichen machen, zu Stande. Hierbei ist auch beachtenswerth, dass die oft nach Tausenden zählenden Wimpern ein und desselben Individuums streng coordinirte Bewegungen ausführen. „Sie schlagen nicht nur stets in derselben Frequenz der Schwingungen (Rhythmus) bei gleicher Amplitude, sondern sie schlagen auch sämmtlich nach derselben Richtung und immer in derselben Reihenfolge." (Verworn.) Die Coordination der Bewegung geht sogar so weit, dass zwei Individuen, die aus Theilung eines Mutterthiers entstehen, durchaus übereinstimmende und synchronische Bewegungen ausführen, so lange sie noch durch eine Plasmabrücke vereinigt sind. Es folgt hieraus, dass zwar die Wimperorgane das Vermögen besitzen, sich selbstthätig zusammenzuziehen, dass ihr Zusammenwirken aber durch Reizübertragungen vom Protoplasmakörper geregelt wird.

Fig. 49. Spirostomum ambiguum. Durch einen Einschnitt ist die Continuität der die Peristomwimpern tragenden Hautstrecke unterbrochen. Aus Verworn (IV. 40) Fig. 25.

Bei der Reizübertragung scheint besonders das Ektoplasma von Bedeutung zu sein, wie aus einem Versuch von Verworn (IV. 40) hervorgeht. Derselbe machte bei Spirostomum ambiguum (Fig. 49) und Stentor coeruleus einen kleinen Einschnitt mit einer Lanzette in das die Wimperreihen tragende Ektoplasma. „In diesem Fall konnte deutlich beobachtet werden, dass die Wimperwellen nicht über die Schnittstelle hinwegliefen, sondern sich auf die eine Seite beschränkten und auf der andern Seite nicht wieder zum Vorschein kamen." Bisweilen beobachtete er auch, dass die Mittellage, um welche die Wimpern schlagen, in der einen Hälfte der Wimperreihen vorübergehend eine andere war, als auf der anderen Seite der Schnittstelle.

III. Die contractilen Vacuolen oder Behälter einzelliger Organismen.

Contractile Vacuolen treten sehr häufig bei Amöben, Rhizopoden, Flagellaten (Fig. 7, 43, 44) und Infusorien (Fig. 50 Vv) auf. Bei letzteren, bei denen sie am genauesten untersucht worden sind, ist meist im ganzen Körper nur eine einzige Vacuole, zuweilen sind zwei (Fig. 50),

selten einige mehr vorhanden; sie liegen stets dicht unter der Körperoberfläche unter dem Ektoplasma. Von anderen Flüssigkeitsvacuolen, die im Körper in grosser Zahl verbreitet sein können, unterscheiden sie sich leicht dadurch, dass ihr Inhalt in regelmässigen Intervallen vollständig nach aussen entleert und wieder ergänzt wird. Sie verschwinden daher vorübergehend (Fig. 50 *cv*), um bald wieder zum Vorschein zu kommen (*cv'*). Die Entleerung geschieht durch einen oder mehrere besondere Poren, die an der Oberfläche des Infusorienkörpers unmittelbar über der Vacuole nachweisbar sind. „Jeder Porus erscheint gewöhnlich als ein sehr kleines, von einem dunklen Randsaum umzogenes und im Inneren lichtes Kreischen. Die Helligkeit des Innern rührt von der Durchbrechung der Pellicula und Alveolarschicht her." Zuweilen setzt sich jeder Porus bis zur contractilen Vacuole in ein feines Ausflussröhrchen fort. Nicht selten sind sogar auch besondere Zuführkanäle (1, 2 und mehr) in ihrer Umgebung in regelmässiger Anordnung zu erkennen. Bei Paramaecium Aurelia und P. caudatum (Fig. 50), deren zuführendes Kanalsystem schon seit längerer Zeit bekannt ist und am häufigsten studirt wurde, strahlen von jeder der beiden dorsalen Vacuolen ca. 8—10 ziemlich gerade Kanäle aus, die fast über den gesammten Körper zu verfolgen sind. Jedoch greifen die Kanäle beider Vacuolensysteme nicht zwischen einander hinein." Sie sind in der Nähe der contractilen Vacuole am stärksten und verfeinern sich distal mehr und mehr.

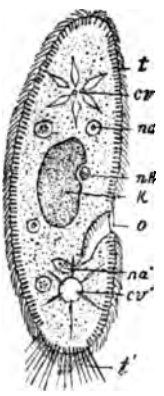


Fig. 50. Paramaecium caudatum (halbschematisch). R. Hertwig, Zoologie Fig. 139. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom), *na'* Nahrungsvacuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvacuole, *cv* contractile Vacuole im contrahirten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgeschleudert.

Sehen wir uns nun die Wirkungsweise dieser eigenthümlichen Apparate näher an, wozu sich Paramaecium als sehr geeignetes Object darbietet (Fig. 50). Wenn die beiden contractilen Vacuolen ihre grösste Ausdehnung erreicht haben, wird plötzlich in kurzer Zeit und mit beträchtlicher Energie ihr ganzer Inhalt durch ihre Ausfuhrkanäle und Poren nach aussen entleert, sodass die Vacuolenhöhle vorübergehend ganz verschwindet. Wie bei der Zusammenziehung des Herzens, bezeichnet man diesen Zustand als Systole, dagegen die Periode, in welcher sich die Vacuole wieder mit Flüssigkeit füllt, ausdehnt und sichtbar wird, als Diastole.

Die Füllung geht in der Weise vor sich: Schon vor Beginn der Systole nehmen die oben beschriebenen, zuführenden Kanäle aus dem Entoplasma des Infusorienkörpers Flüssigkeit auf, die wahrscheinlich mit Kohlensäure und einigen Stoffwechselproducten beladen ist. Die Füllung geschieht wohl, wie Schwalbe (III. 21) vermuthet, in Folge „des Druckes, unter dem die durch immer neue Wasseraufnahme durch den Mund sich mehrende Flüssigkeit im Körper des Thieres steht." Zu dieser Zeit sind wegen der Füllung mit Wasser die zuführenden Kanäle gut sichtbar. Sie schwellen in der Umgebung des contractilen Behälters, welcher jetzt den höchsten Grad der Füllung erreicht hat, spindelförmig an und bilden dadurch um denselben einen Kreis rosettenförmig angeordneter Vacuolen, welche Bütschli als Bildungsvacuolen bezeichnet. Wegen ihrer Füllung kann

bei der Systole der contractile Behälter die in ihm enthaltene Flüssigkeit nicht in die Zufuhrkanäle, sondern nur nach aussen entleeren. Wenn er dann wieder in die Diastole eintritt, ergiessen die prall gefüllten Bildungsvacuolen ihre Flüssigkeit in ihn hinein, wodurch er wieder sichtbar wird und sich allmählich zur ursprünglichen Grösse ausdehnt. In Folge dessen verschwinden am Anfang der Diastole die leer gewordenen Bildungsvacuolen vorübergehend, füllen sich aber von Neuem aus dem Körperparenchym bis zum Beginn der nächstfolgenden Systole.

„Bei gleichzeitiger Gegenwart mehrerer Vacuolen herrscht im Allgemeinen die Regel, dass sie sich alternierend entleeren, was eine möglichst gleichmässige Wasserausscheidung bewirkt. Die Frequenz ihrer Entleerung ist bei den einzelnen Infusorienarten im Allgemeinen eine sehr schwankende. Nach den Beobachtungen von Schwalbe (III. 21), lässt sich hierbei die Regel feststellen, dass die Frequenz der Contractionen um so grösser ist, je kleiner die contractilen Vacuolen sind. „So ziehen sich dieselben bei Chilodon cucullulus in 2 Minuten ungefähr 13- bis 14mal zusammen, bei Paramaecium aurelia in derselben Zeit nur 10- bis 11mal, bei Vorticella mikrostoma nur 1- bis 2mal. Noch seltener erfolgen die Contractionen bei Stentor und Spirostomum. Von den angeführten Thieren haben in der That Stentor und Spirostomum die grössten contractilen Behälter, dann kommt die Vorticella, dann Paramaecium aurelia und endlich Chilodon cucullulus, dessen Vacuolen wohl nur den halben Durchmesser von den bei Paramaecium vorkommenden haben; bei diesem beträgt der Durchmesser 0,0127 mm, bei der Vorticella 0,0236 mm.“ (Schwalbe.)

Das Zeitintervall zwischen zwei Entleerungen ist bei derselben Temperatur ein sehr gleichmässiges, verändert sich aber sehr bei Erhöhung oder Erniedrigung derselben. (Rossbach [III. 19], Maupas). Während bei Euplotes Charon das Zeitintervall zwischen zwei Contractionen 61 Secunden beträgt, ist es bei 30 Grad Cels. auf 23 Sec. gesunken. (Rossbach.) Die Frequenz der Contractionen hat sich demnach fast verdreifacht.

Der durch die contractilen Vacuolen erzeugte Wasserwechsel ist ein erstaunlich grosser. Nach Berechnungen von Maupas entleert z. B. Paramaecium aurelia bei 27 ° Celsius ein ihrem Körpervolum gleiches Volum Wasser in 46 Minuten.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass die contractilen Behälter nicht einfache, unbeständige Flüssigkeitstropfen im Plasma, sondern feststehende, morphologische Differenzierungen im Körper der Protozoen sind, wirkliche Zellorgane, die wahrscheinlich im Dienste der Athmung und Excretion eine wichtige Function zu erfüllen haben. Die Energie, mit welcher der Behälter seinen Inhalt bis zum vollständigen Schwund entleert, spricht dafür, dass die aus hyaliner Substanz gebildete Wandschicht wie die Substanz der Geisseln in besonderem Maasse contractil ist und sich durch diese Eigenschaft vom Entoplasma des Infusorienkörpers unterscheidet. Allerdings ist an dem contractilen Behälter mikroskopisch keine eigene Wandschicht von der übrigen Körpermasse scharf abzugrenzen, wie ja auch an der glatten Muskelfaser contractile Substanz und Protoplasma sich nicht immer sehr deutlich gegen einander absetzen,

und wie die Geisseln auch an ihrer Basis in das Protoplasma der Zelle übergehen.

Mit Schwalbe (III. 21.) und Engelmann bin ich also der Ansicht, dass die Behälter eine contractile Wandschicht besitzen, welche von der übrigen Körpermasse nicht abgegrenzt ist. Im Uebrigen sind bekanntlich feine Häutchen oft mikroskopisch nicht nachweisbar, obwohl sie unzweifelhaft vorhanden sind. An vielen Pflanzenzellen ist es unmöglich, den sogenannten Primordialschlauch zu sehen, solange er der Cellulosemembran fest anliegt, während man sich durch Plasmolyse von seinem Dasein überzeugen kann.

Mit dieser Auffassung befinde ich mich mit Bütschli (III. 3.) im Widerspruch. Bütschli betrachtet die contractilen Behälter als einfache Flüssigkeitstropfen im Plasma. „Jede Vacuole hört mit ihrer Austreibung als solche zu existiren auf. Ihre Nachfolgerin ist ein ganz neues Gebilde, ein neu entstandener Tropfen, welcher wiederum nur bis zur Austreibung existirt." Sie entsteht nach ihm durch Zusammenfluss mehrerer Bildungsvacuolen, die als kleine Tröpfchen im Plasma ausgeschieden werden, sich vergrössern und dann durch Einreissen der Zwischenwände verschmelzen. Die auch von Bütschli beschriebene Existenz von zu- und abführenden Kanälen, die Constanz in der Zahl der Behälter, der Umstand, dass sich bei der Diastole der Behälter an der gleichen Stelle wieder findet, wo er bei der Systole verschwunden ist, die Verhältnisse der Frequenz bei gleichbleibender Temperatur und bei Temperaturschwankungen scheinen mir gegen die Bütschli'sche Auffassung zu sprechen. Dass am Schluss der Systole der Behälter nach Austreibung seines Inhaltes momentan nicht sichtbar ist, kann wohl nicht schwer gegen die Annahme seiner Constanz in die Wagschaale fallen, wenn man berücksichtigt, dass selbst grosse Lymphspalten und capillare Blutgefässe bei den Wirbelthieren sich im uninjicirten Zustand der Wahrnehmung entziehen.

IV. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung.

Um das Bild der Protoplasmabewegungen nach allen Seiten zu vervollständigen, ist endlich noch der Formveränderungen zu gedenken, welche der Zellkörper gewissermaassen durch passive Bewegungen erfahren kann. Die Zelle befindet sich hier in derselben Lage wie ein Muskel, der durch eine von aussen auf ihn einwirkende Kraft, die an den Gliedmaassen ansetzt, gedehnt und wieder verkürzt wird.

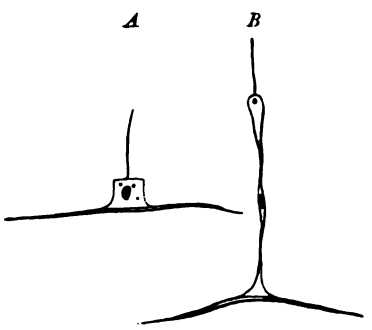


Fig. 51. Epithelmuskelzellen aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (Sagartia parasitica). Nach O. und R. Hertwig Taf. VI. Fig. 11. Aus Hatschek Fig. 108.

A Im ausgedehnten Zustand. *B* Im stark verkürzten Zustand der Tentakeln.

So verändern die Zellen des thierischen Körpers zuweilen in ausserordentlich hohem Grade ihre Form, indem sie sich allen Gestaltveränderungen anpassen müssen, welche einzelne Organe in Folge von Muskelwirkung oder durch Dehnung bei Ansammlung von Flüssigkeit und Nahrung erfahren. Fadenförmige Epithelzellen müssen sich in Cylinder, diese in Platten umwandeln, wenn

bei Dehnung eines Organs sich die Oberfläche vergrössert, und die umgekehrte Metamorphose müssen sie wieder durchmachen, wenn sich dass ganze Organ und mithin auch seine Oberfläche verkleinert.

Was für gewaltige und urplötzliche Formveränderungen der Protoplasmakörper einer Zelle ohne Vernichtung seiner feinen Structur in Folge passiver Bewegungen erträgt, zeigen uns am schönsten die Coelenteraten, bei welchen sich ausgestreckte Körpertheile wie Fangfäden auf ein Zehntel oder mehr durch plötzliche, energische Muskelzusammenziehung verkürzen können. (III. 12a.) Die Form, welche eine Epithelzelle darbietet, je nachdem sie einem mässig oder einem stark contrahirten Körpertheil entnommen ist, fällt wesentlich verschieden aus, wie die Figuren 51 *A* und *B* lehren. Die erstere entstammt dem Tentakel einer nur mässig contrahirten Actinie, die durch chemische Stoffe unempfindlich gemacht und dann abgetödtet worden war, die letztere einem bei der Abtödtung stärker contrahirten Tentakel eines anderen Individuums.

Literatur. III.

1) **De Bary**. *Die Mycetozoen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 10. 1860.*
2) **G. Berthold**. *Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.*
3) **Bütschli**. *Protozoen. Erster Band von Bronns Classen und Ordnungen des Thierreichs. 1889.*
4) **Alex. Ecker**. *Zur Lehre vom Bau u. Leben der contractilen Substanz der niedersten Thiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. I. 1849.*
5) **Engelmann**. *Physiologie der Protoplasma- u. Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. I.*
6) *Derselbe. Contractilität und Doppelbrechung. Archiv f. die gesammte Physiologie. Bd. XI.*
7) *Derselbe. Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Pflügers Archiv. Bd. XIX.*
8) *Derselbe. Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschrift f. Medicin und Naturwissensch. Bd. IV. 1868.*
9) **Frommann**. *Beobachtungen über Structur u. Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle. Jena 1880.*
10) *Derselbe. Ueber neuere Erklärungsversuche d. Protoplasmaströmungen u. über Schaumstructuren Bütschli's. Anatomischer Anzeiger. 1890.*
11) **Hensen**. *Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie. Bd. VI. 1881.*
12a) **O. u. R. Hertwig**. *Die Actinien. Jena 1879.*
12b) **Richard Hertwig**. *Ueber Mikrogromia socialis, eine Colonie bildende Monothalamie des süssen Wassers. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. X. 1874.*
13) **Jürgensen**. *Ueber die in den Zellen der Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien des physiol. Instituts zu Breslau. 1861. Heft 1.*
14) **Klebs**. *Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biologisches Centralblatt. Bd. I.*
15) **Kollmann**. *Ueber thierisches Protoplasma. Biolog. Centralblatt. Bd. II.*
16) **C. Nägeli**. *Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 2. 1860.*
Derselbe. Rechts und links. Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Theile. Ebendas.
17) **G. Quincke**. *Ueber periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen u. dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitzungsber. der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1888.*
18) **Purkinje u. Valentin**. *De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui. 1835.*
19) **Rossbach**. *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien u. Arzneimittel. Arbeiten a. dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. 1874.*

20) **Sachs.** *Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.*
21) **Schwalbe.** *Ueber die contractilen Behälter der Infusorien. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. II.*
22) **Velten.** *Einwirkung strömender Elektricität auf die Bewegung des Protoplasmas etc. Sitzungsber. d. Wiener Akademie. 1876. Bd. 73.*
23) **Verworn.** *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Archiv. Bd. 48. 1890.*
24) *Derselbe. Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.*
25) **de Vries.** *Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Botanische Zeitung. 1885.*

VIERTES CAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

II. Die Reizerscheinungen.

Die wunderbarste Eigenschaft des Protoplasma ist seine Reizbarkeit oder Irritabilität[1]). Darunter versteht man, wie Sachs (IV 32a) sich ausdrückt, „die nur den lebenden Organismen eigenthümliche Art, auf die verschiedensten Einwirkungen der Aussenwelt in dieser oder jener Weise zu reagiren." Durch die Irritabilität scheidet sich am meisten die belebte von der unbelebten Natur, und wurden in Folge dessen ältere Naturforscher veranlasst, in ihr den Ausdruck einer besonderen, nur der organischen Natur zukommenden Lebenskraft zu erblicken.

Die vitalistische Lehre (Vitalismus) hat die moderne Naturwissenschaft fallen gelassen; anstatt durch Annahme einer besonderen Lebenskraft, erklärt sie die Reizbarkeit als ein sehr zusammengesetztes, chemisch-physikalisches Phaenomen. Dasselbe ist von anderen chemisch-physikalischen Phänomenen der unbelebten Natur nur graduell verschieden, nämlich nur dadurch, dass die äusseren Einwirkungen eine mit complicirterer Structur versehene Substanz, einen Organismus, ein hochzusammengesetztes, materielles System, treffen und dementsprechend in ihm auch eine Reihe complicirterer Vorgänge verursachen.

Bei dieser mechanischen Auffassung darf man aber nicht in einen häufig gemachten Fehler verfallen, aus Analogien, die manche Erscheinungen der unbelebten Natur mit Lebensvorgängen haben, die letzteren direct mechanisch erklären zu wollen. Hier ist immer im Auge zu behalten, dass eine Substanz von so verwickelter Structur wie die lebende Zelle in der unbelebten Natur auch nicht im Entfern-

[1]) Durch eine Reihe von Betrachtungen kommt Claude Bernard (IV. 1a) in seinen Vorlesungen über die Phänomene des Lebens zu dem gleichen Endergebniss: „Arrivés au terme de nos études, nous voyons qu'elles nous imposent une conclusion très-générale, fruit de l'expérience, c'est, à savoir, qu'entre les deux écoles qui font des phénomènes vitaux quelque chose d'absolument distinct des phénomènes physico-chimiques ou quelque chose de tout à fait identique à eux, il y a place pour une troisième doctrine, celle du vitalisme physique, qui tient compte de ce qu'il y a de spécial dans les manifestations de la vie et de ce qu'il y a de conforme à l'action des forces générales: l'élément ultime du phénomène est physique; l'arrangement est vital."

testen ihres Gleichen hat, dass daher auch die Reactionen einer derartigen Substanz ein entsprechend complicirteres Gepräge an sich tragen.

Das Gebiet der Reizerscheinungen ist ein sehr umfangreiches, da es die gesammten Wechselbeziehungen umfasst, welche zwischen den Organismen und der Aussenwelt stattfinden. Unzählig sind die von Aussen auf uns einwirkenden Reize und Reizursachen. Der Uebersichtlichkeit halber wollen wir dieselben in 5 Gruppen besprechen. Eine Gruppe umfasst die thermischen Reize, eine zweite die Einwirkungen des Lichtes, eine dritte die Einwirkungen der Elektricität, eine vierte die mechanischen Reize und eine fünfte endlich das unerschöpfliche Gebiet der chemischen Reize.

Die Art und Weise, in welcher ein Organismus auf einen dieser Reize reagirt, bezeichnet man als die Reizwirkung. Dieselbe kann bei den einzelnen Organismen, auch wenn dieselben von genau dem gleichen Reiz betroffen werden, sehr ungleich ausfallen. Es hängt dies ganz von der Structur des Organismus oder von der feineren, für unsere Sinne allerdings nicht wahrnehmbaren Beschaffenheit der reizbaren Substanz ab. Die Organismen lassen sich in dieser Beziehung, um einen Vergleich von Sachs (IV 32a) zu gebrauchen, verschiedenartig konstruirten Maschinen vergleichen, die durch dieselbe äussere Kraft der Wärme in Bewegung versetzt, doch je nach ihrer inneren Construction bald diesen, bald jenen Nutzeffect liefern. So antworten auch auf die gleiche Reizursache verschiedene Organismen oft in ganz entgegengesetzter Weise gemäss ihrer specifischen Structur.

Wir werden im Folgenden sehen, wie manche Protoplasmakörper durch Licht gewissermaassen angezogen, andere abgestossen werden, und wie sich dasselbe Schauspiel bei dem Studium der Wirkung chemischer Substanzen etc. wiederholt. Man spricht dann von einem positiven und negativen Heliotropismus, einem positiven und negativen Chemotropismus, Galvanotropismus, Geotropismus etc.

Aus der besonderen Structur der reizbaren Substanz erklärt sich auch noch eine Erscheinung, welche man in der Physiologie mit dem Namen der specifischen Energie belegt hat und welche in mancher Hinsicht das Gegenstück zu den oben besprochenen Erscheinungen darstellt. Wie dort auf den gleichen Reiz verschieden gebaute Protoplasmakörper in ungleicher Weise reagiren, so sehen wir auf der andern Seite, wie sehr verschiedene Reize, Licht, Elektricität, mechanische Berührung bei demselben Protoplasmakörper eine gleichartige Reizwirkung hervorrufen.

Eine Muskelzelle antwortet auf jede Art von Reiz durch Zusammenziehung, eine Drüsenzelle durch Secretion; ein Sehnerv kann nur Licht empfinden, mag er durch Lichtwellen, durch Elektricität oder Druck gereizt werden etc. In ähnlicher Weise sind auch die Pflanzenzellen, wie Sachs gezeigt hat, mit ihren specifischen Energien ausgerüstet. Ranken und Wurzeln krümmen sich in der ihnen eigenen Weise, gleichgültig, ob sie durch Licht, durch Schwerkraft, durch Druck oder elektrischen Strom gereizt werden. Die Reizwirkung erhält überall ihr specifisches Gepräge durch die besondere Structur der reizbaren Substanz, oder in anderen Worten, die Reizbarkeit ist eine Grundeigenschaft des lebenden Protoplasma, aber sie äussert sich je nach der specifischen Structur desselben unter dem Einfluss der Aussenwelt in specifischen Reizwirkungen.

Denselben Gedankengang hat Claude Bernard (IV 1a) in folgender

Weise ausgedrückt: La sensibilité, considérée comme propriété du système nerveux, n'a rien d'essentiel ou de spécifiquement distinct; c'est l'irritabilité spéciale au nerf, comme la propriété de contraction est l'irritabilité spéciale au muscle, comme la propriété de sécrétion est l'irritabilité spéciale à l'élément glandulaire. Ainsi, ces propriétés sur lesquelles on fondait la distinction des plantes et animaux ne touchent pas à leur vie même, mais seulement aux mécanismes par lesquels cette vie s'exerce. Au fond tous ces mécanismes sont soumis à une condition générale et commune, l'irritabilité.

Bei der allgemeinen Besprechung der Reizbarkeit ist endlich noch einer besonderen Erscheinung gleich zu gedenken, der Reizfortpflanzung oder Reizleitung. Ein Reiz, der einen kleinen Punkt an der Oberfläche eines Protoplasmakörpers trifft, ruft nicht nur an diesem, sondern auch an weit abgelegenen Punkten eine Reizwirkung hervor. Die Veränderung, die der Protoplasmakörper an der Reizstelle erfährt, muss sich also bald rascher, bald langsamer dem ganzen Körper mittheilen. Die Reizleitung ist im Allgemeinen rascher im thierischen Körper; für die Nerven des Menschen beträgt sie zum Beispiel 34 Meter in der Sekunde, langsamer verläuft sie im pflanzlichen Protoplasma.

Man stellt sich vor, dass die reizbare Substanz ein in labilem Gleichgewicht befindliches System materieller, mit hohen Spannkräften ausgerüsteter Theilchen ist. In einem solchen System genügt ein geringer Anstoss eines Theilchens, um auch alle anderen Theilchen mit in Bewegung zu versetzen, indem das eine auf das andere seine Bewegung überträgt. Daher erklärt sich auch, dass oft durch eine kleine Reizursache eine ausserordentlich grosse Reizwirkung hervorgerufen werden kann, gleichwie ein durch einen Funken entzündetes Pulverkörnchen eine gewaltige Pulvermasse zur Explosion bringen kann.

Eigenthümlich für die organische Substanz ist endlich die Fähigkeit, dass sie nach Aufhören der Reizursache nach einer kürzeren oder längeren Periode der Ruhe oder der Erholung mehr oder minder wieder in den ursprünglichen Zustand zurückkehrt. Ich sage: mehr oder minder. Denn oft wird auch unter dem Einfluss langdauernder oder häufig wiederkehrender, gleichartiger Reize die organische Substanz in ihrer Structur und ihrem Reactionsvermögen dauernd geändert. Es treten dann Erscheinungen ein, die man unter die allgemeinen Begriffe „der Reiznachwirkung und der Reizgewöhnung“ zusammenfasst.

Ob ein Protoplasmakörper reizbar ist und auf Veränderungen seiner Umgebung reagirt, sind wir gewöhnlich nicht im Stande wahrzunehmen. Die meisten Reizwirkungen bleiben uns verborgen. Am deutlichsten sichtbar werden sie uns in den Fällen, in denen das Protoplasma durch auffällige Veränderungen seiner Form oder durch Bewegungen den Reiz beantwortet. Aber wie eben hervorgehoben wurde, ist dies nur ein beschränktes, kleines Gebiet der Reizwirkung, wenn auch für den Forscher das wichtigste, weil hier die Untersuchung angreifen kann. In Folge dessen werden wir denn auch im Folgenden hauptsächlich zu untersuchen haben, wie das Protoplasma auf die oben angeführten 5 Gruppen von Reizursachen durch Bewegungen antwortet. Dieser Umstand hat mich auch veranlasst, bei der Besprechung der Lebenseigenschaften der Elementarorganismen mit der Contractilität zu beginnen.

I. Thermische Reize.

Eine der wesentlichsten Bedingungen für die Lebensthätigkeit des Protoplasma ist die Temperatur der Umgebung. Es gibt eine obere und eine untere Grenze derselben, deren Ueberschreitung in allen Fällen den sofortigen Tod des Protoplasma zur Folge hat. Dieselbe ist allerdings nicht immer ein und dieselbe für alle Protoplasmakörper. Einige vermögen einen geringeren, andere einen grösseren Widerstand extremeren Temperaturgraden entgegenzusetzen.

Das Maximum der Wärme bewegt sich gewöhnlich für thierische und pflanzliche Zellen um 40° C. herum. Schon eine Einwirkung von wenigen Minuten genügt, um im Protoplasma Verquellungen und Gerinnungen und dadurch eine Zerstörung der reizbaren Structur und des Lebens überhaupt hervorzurufen. Amöben, in Wasser von 40° C. gebracht, sterben sofort ab, indem sie ihre Pseudopodien einziehen und „sich in eine kugelförmige, scharf und doppelt conturirte Blase umwandeln, welche einen grossen, trüben, in durchfallendem Licht bräunlich aussehenden Klumpen einschliesst." (Kühne IV. 15.) Die gleiche Temperatur hat, wie man sich kurz ausdrückt, den „Wärmetod" bei Aethalium septicum unter eintretender Coagulation zur Folge. Für Actinophrys dagegen liegt die Grenze, wo augenblicklicher Tod eintritt, bei 45° und für Zellen von Tradescantia und Vallisneria erst bei 47—48° C. (Max Schultze I. 29).

Auf viel höhere Temperaturen ist das Protoplasma bei einzelnen Organismen angepasst, die in heissen Quellen vegetiren. Im Carlsbader Sprudel fand Cohn Leptothrix und Oscillarien bei 53° C. und Ehrenberg beobachtete ebenso Algenfilze in warmen Quellen von Ischia.

Aber auch damit ist die oberste Temperaturgrenze, bei welcher sich lebende Substanz eine Zeit lang zu erhalten vermag, noch nicht erreicht. Denn endogene Sporen von Bacillen, welche ausserordentlich derbe Hüllen besitzen, bleiben keimfähig, wenn sie vorübergehend in Flüssigkeit auf 100° erhitzt werden; manche ertragen 105° bis 130° (de Bary IV 5b pag. 41). Trockene Hitze von 140° vernichtet erst bei dreistündiger Einwirkung mit Sicherheit alles Leben.

Viel schwieriger als die obere ist die untere Temperaturgrenze, durch welche unmittelbar der „Kältetod" herbeigeführt wird, zu bestimmen. Im Allgemeinen wirken Temperaturen unter 0° weniger schädlich auf das Protoplasma ein, als hohe Temperaturen. Bei Echinodermeneiern, die sich in den Vorstadien zur Theilung befinden, wird zwar der Theilungsprozess momentan unterbrochen, wenn sie in eine Kältemischung von — 2—3° C. gebracht werden (IV. 12), spielt sich dann aber in normaler Weise weiter ab, wenn man die Eier nach viertelstündiger Dauer der Abkühlung langsam wieder erwärmt. Ja selbst bei 2stündiger Abkühlung erfährt ein grosser Theil der Eier keine andauernde Schädigung. Pflanzenzellen können gefrieren, so dass Eiskrystalle im Zellsaft anschiessen, und zeigen, wenn sie allmählich aufgethaut werden, wieder das Phänomen der Protoplasmaströmung (IV 15).

Durch das plötzliche Gefrieren treten im Protoplasma von Pflanzenzellen erhebliche Formveränderungen ein, werden aber beim Aufthauen wieder rückgängig gemacht. Als Kühne (IV 15) Tradescantiazellen in einer Kältemischung von — 14° C. etwas länger als 5 Minuten gefrieren liess, fand er bei der Untersuchung in Wasser an Stelle des normalen Protoplasmanetzes eine grosse Zahl gesonderter, runder Tropfen und

Klümpchen. Diese begannen aber schon nach wenigen Secunden eine lebhafte Bewegung zu zeigen, nach einigen Minuten sich zu verbinden und bald wieder in ein in lebhafter Strömung befindliches Netzwerk überzugehen.

Einen zweiten Versuch beschreibt Kühne in folgender Weise: „Legt man ein Präparat mit Tradescantiazellen mindestens während einer Stunde in einen mit Eis auf 0° abgekühlten Raum, so zeigt ihr Protoplasma bereits eine Neigung zum Zerfallen in einzelne Tröpfchen. Wo noch ein Netzwerk existirt, ist es aus ausserordentlich feinen Fäden gebildet, die nur stellenweise mit grösseren Kugeln und Tropfen besetzt sind. Viele freie Kugeln befinden sich unabhängig davon in der Zellflüssigkeit, wo sie unter lebhaften, zuckenden Bewegungen, ohne ergiebige Ortsbewegungen zu machen, sich um ihre Axe drehen. Wenige Minuten später vereinigen sich jedoch diese freien Kugeln mit den feinen Fäden oder verschmelzen mit anderen daran hängenden Kugeln, bis das Bild des fliessenden Protoplasmanetzes völlig wieder hergestellt ist."

Bei den Pflanzen ist im Allgemeinen die Widerstandskraft gegen Kälte um so grösser, je wasserärmer die Zellen sind: lufttrockene Samen und Winterknospen, deren Zellen fast rein protoplasmatisch sind, können sehr hohe Kältegrade ertragen, während junge Blätter mit ihren saftigen Zellen schon bei Nachtfrösten absterben. Doch auch die verschiedene specifische Organisation der einzelnen Pflanzen, resp. ihrer Zellen, bedingt eine sehr ungleiche Widerstandskraft gegen Kälte, wie die tägliche Erfahrung lehrt (Sachs IV 32 b).

Ausserordentlich hohe Kältegrade können Mikroorganismen aushalten. Wie Frisch fand, wird die Entwicklungsfähigkeit von Bacillus anthracis sowohl von Sporen als auch von vegetativen Zellen nicht beeinträchtigt, wenn sie bei — 110° C. in Flüssigkeit eingefroren und nachher wieder aufgethaut werden.

Noch ehe die oben für einzelne Fälle näher angegebenen, extremen Temperaturgrenzen erreicht werden, welche den unmittelbaren Wärme- oder Kältetod des Protoplasmas zur Folge haben, tritt schon zuvor eine Erscheinung ein, welche man als Wärmestarre oder Wärmetetanus und als Kältestarre bezeichnet. Man versteht darunter einen Zustand, in welchem die Eigenschaften des Protoplasmas, in denen sich sein Leben bethätigt, namentlich alle Bewegungserscheinungen, aufgehoben sind, so lange eine bestimmte Temperatur einwirkt, aber bei geeigneter Veränderung derselben nach einer Periode der Erholung wiederkehren.

Die Kältestarre stellt sich gewöhnlich bei Temperaturen ein, die sich um 0° herum bewegen; die Wärmestarre erfolgt einige Grade tiefer, als das Wärmemaximum beträgt, bei welchem das Protoplasma sofort abstirbt. In beiden Fällen verlangsamt sich die Protoplasmabewegung mehr und mehr und hört bald ganz auf. Amöben, Rhizopoden, weisse Blutkörperchen ziehen ihre Ausläufer ein und wandeln sich in kugelige Klümpchen um. Pflanzenzellen gewinnen häufig das schon oben mit den Worten von Kühne beschriebene Aussehen. Langsame Erhöhung der Temperatur bei Kältestarre, Erniedrigung derselben bei Wärmestarre lässt die Lebenserscheinungen zur Norm zurückkehren. Hält freilich der Starrezustand lange Zeit an, so kann er zum Tod führen, und zwar wird durchgängig Kältestarre viel länger und besser als Wärmestarre vertragen. Beim Absterben gerinnt und trübt sich das Protoplasma und beginnt unter Quellungserscheinungen bald zu zerfallen.

Zwischen Kälte- und Wärmestarre liegt ein Gebiet, in welchem sich je nach der Höhe der Temperatur die Lebensprocesse mit ungleicher Intensität abspielen. Namentlich sind es die Bewegungen, welche sich mit verschiedener Schnelligkeit vollziehen. Sie nehmen bei Steigerung der Wärme bis zu einem bestimmten Maximum zu, welches mit einem bestimmten Temperaturgrad zusammenfällt, den man als Temperaturoptimum bezeichnet. Dasselbe liegt immer mehrere Grad unter der Temperaturgrenze, bei welcher die Wärmestarre erfolgt. Wenn die Erwärmung noch über das Temperaturoptimum hinaus wächst, so hat sie eine immer mehr zunehmende Verlangsamung der Protoplasmabewegung zur Folge, bis endlich der Punkt erreicht ist, an welchem der Starrezustand einsetzt.

Ein wichtiges Object, an welchem man den Einfluss der Erwärmung studirt hat, sind die weissen Blutkörperchen, wobei man sich am besten des heizbaren Objecttisches von Max Schultze oder des Sachs'schen Wärmekastens bedient. Im frisch entleerten Tropfen Blut zeigen sie kugelige Gestalt und sind bewegungslos; unter den entsprechenden Vorsichtsmaassregeln erwärmt, beginnen sie langsam Pseudopodien auszustrecken und sich fortzubewegen; ihre Formveränderung wird um so lebhafter, je mehr die Temperatur bis zu dem jeweiligen Optimum zunimmt. Bei Myxomyceten, Rhizopoden und Pflanzenzellen äussert sich die Zunahme der Erwärmung in einer Beschleunigung der Körnchenströmung. So legten nach Messungen von Max Schultze (I 29) die Körnchen bei den Haarzellen von Urtica und Tradescantia bei gewöhnlicher Temperatur einen Weg von 0,004—0,005 mm in der Secunde zurück, bei Erwärmung bis auf 35 ° C. einen Weg von 0,009 mm in der Secunde. Bei Vallisneria liess sich die Circulation bis 0,015 mm und bei einer Charaart sogar bis 0,04 mm in der Secunde beschleunigen. Zwischen langsamer und beschleunigter Bewegung kann die Differenz so gross sein, dass im ersten Falle die Länge eines Fusses etwa in 50 Stunden, im zweiten Fall in $^1/_2$ Stunde durchlaufen wird.

Nägeli (III 16) hat für die Geschwindigkeitszunahme der Körnchenströmung in den Zellen von Nitella bei Zunahme der Temperatur folgende Werthe erhalten: Um einen Weg von 0,1 mm zurückzulegen, brauchte die Plasmaströmung 60 Secunden bei 1 ° C., 24 Secunden bei 5 ° C., 8 Secunden bei 10 ° C., 5 Secunden bei 15 ° C., 3,6 Secunden bei 20 ° C., 2,4 Secunden bei 26 ° C., 1,5 Secunden bei 31 ° C., 0,65 Secunden bei 37 ° C. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass „die Zunahme der Geschwindigkeit für jeden folgenden Grad einen kleineren Werth darstellt". (Nägeli, Velten.)

Bemerkenswerth ist endlich noch das Verhalten der Protoplasmakörper gegen plötzliche, grössere Temperaturschwankungen und zweitens gegen einseitige oder ungleiche Erwärmung.

Die Temperaturschwankungen können entweder positive oder negative sein, d. h. sie können auf einer Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur beruhen; die Folge eines solchen grösseren, thermischen Reizes ist vorübergehender Stillstand der Bewegung. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt die Bewegung wieder und nimmt dann die der Temperatur entsprechende Geschwindigkeit an. (Dutrochet, Hofmeister, De Vries.) Velten (IV 38) bestreitet die Richtigkeit dieser Beobachtungen. Nach seinen Experimenten rufen Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzwerthe weder eine Sistirung noch eine Verlangsamung der Protoplasma-

bewegung hervor, sondern es wird sofort die der betreffenden Temperatur zukommende Geschwindigkeit herbeigeführt.

Ueber die Folgen ungleicher Erwärmung hat Stahl (IV. 35) sehr interessante Versuche an den Plasmodien von Myxomyceten angestellt. Wenn an solchen, während sie sich netzartig auf einer Unterlage ausgebreitet haben, nur ein Theil abgekühlt wird, so wandert das Protoplasma aus dem abgekühlten Theil allmählich in den wärmern hinüber; der eine Theil des Netzes schrumpft ein, der andere schwillt an. Man kann den Versuch in der Weise vornehmen, dass man 2 Bechergläser dicht neben einander stellt und das eine mit Wasser von 7°, das andere mit Wasser von 30° Wärme füllt, und über ihre sich berührenden Ränder einen nassen Papierstreifen, auf welchem sich ein Plasmodium ausgebreitet hat, in der Weise legt, dass das eine Ende in das kühlere, das andere in das wärmere, auf constanter Temperatur erhaltene Wasser taucht. Nach einiger Zeit ist das Plasmodium durch zweckentsprechendes Einziehen und Ausstrecken seiner Protoplasmafäden nach dem ihm zusagenden Medium hinübergekrochen.

In dieser Weise führen freilebende Protoplasmakörper wohl überhaupt Bewegungen aus, die den Stempel des Zweckmässigen an sich tragen, weil sie zugleich zur Erhaltung des Organismus dienen. Die Lohblüthe wandert im Herbst in Folge der Abkühlung der Luft mehrere Fuss tief in die wärmeren Schichten des Lohhaufens hinein, um dort zu überwintern. Im Frühjahr erfolgt dann wieder bei eingetretener Erhöhung der Lufttemperatur die Bewegung in entgegengesetzter Richtung nach den nun wieder mehr erwärmten, oberflächlichen Schichten.

II. Lichtreize.

Wie die Wärme wirkt auch das Licht in vielen Fällen als Reiz auf thierisches und pflanzliches Protoplasma ein. Es ruft charakteristische Gestaltveränderungen an einzelnen Zellen und bestimmte Bewegungsrichtungen an freilebenden, einzelligen Organismen hervor. Namentlich die Untersuchungen der Botaniker haben auf diesem Gebiete interessante Ergebnisse zu Tage gefördert.

Plasmodien von Aethalium septicum breiten sich nur im Dunkeln auf der Oberfläche der Lohe aus, während sie sich im Lichte in die Tiefe derselben zurückziehen. Wenn man auf ein Plasmodium, das auf einer Glasscheibe zierliche Netze gebildet hat, einen Lichtstrahl in einem beschränkten Bezirk auffallen lässt, so strömt alsbald das Protoplasma von den belichteten Stellen hinweg und sammelt sich in den beschatteten an (Barenezki, Stahl IV. 35).

Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus, führt im Schatten durch Einziehen und Ausstrecken breiter Pseudopodien lebhafte Bewegungen aus. Wenn sie von einem mässig starken Lichtstrahl getroffen wird, zieht sie plötzlich alle Pseudopodien ein und wandelt sich zu einem kugeligen Körper um. Erst nach einer Zeit der Ruhe kehrt im Schatten allmählich die amöboide Bewegung wieder. „Wenn dagegen das Dunkel ganz allmählich (etwa innerhalb ¼ Stunde) durch Tageslicht wachsender Helligkeit vertrieben wird, bleibt die Reizwirkung aus, ebenso wenn nach längerer Beleuchtung plötzlich verdunkelt wird“ (Engelmann IV 6b).

Sehr lebhaft reagiren auf Licht die sternförmigen Pigmentzellen vieler Wirbellosen und Wirbelthiere, welche in der Literatur unter dem Namen der Chromatophoren (IV. 3, 29, 30, 33) bekannt und die

Ursache für den oft augenfälligen Farbenwechsel vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Cephalopoden sind. Im Licht nimmt z. B. die Haut der Frösche eine hellere Färbung an. Es rührt dies daher, dass schwarze Pigmentzellen, die sich mit reichlich verzweigten Aesten in der Lederhaut ausgebreitet hatten, unter dem Reiz des Lichtes sich zu kleinen, schwarzen Kugeln zusammengezogen haben. Indem sie selbst weniger auffällig werden, kommen ausserdem noch vorhandene, grün und gelb gefärbte und sich nicht contrahirende Pigmentzellen besser zur Geltung.

Ferner erfahren unter dem Einfluss des Lichtes die Pigmentzellen der Retina auffällige Formveränderungen und zwar auch sowohl bei den Wirbelthieren (Boll) als bei den Wirbellosen, z. B. im Cephalopodenauge (Rawitz IV 31).

Von vielen einzelligen, durch Flimmern oder Geisseln sich fortbewegenden Organismen, Flagellaten, Infusorien, Schwärmsporen von Algen etc. ist es eine bekannte Erscheinung, dass sie sich mit Vorliebe an der nach dem Fenster gekehrten, diffus beleuchteten Seite des Zuchtglases anhäufen oder umgekehrt.

Sehr überzeugend ist ein einfaches, von Nägeli (III. 16) angestelltes Experiment. Eine drei Fuss lange Glasröhre wird mit Wasser, in welchem sich grüne Algenschwärmer (Tetraspora) befinden, gefüllt, und senkrecht aufgestellt. Wenn man nun die Röhre mit schwarzem Papier umwickelt, mit Ausnahme des unteren Endes, auf welches man Licht einfallen lässt, so haben sich in diesem nach einigen Stunden alle Algenschwärmer versammelt, so dass der übrige Theil der Röhre farblos geworden ist. Umwickelt man jetzt das untere Ende, lässt dagegen das obere Ende frei, so steigen alsbald alle Schwärmsporen nach diesem empor und sammeln sich an der Oberfläche des Wassers an.

In hohem Grade gegen Licht empfindlich ist Euglena viridis, (Fig. 44 *A* IV. 8). Wird in einem auf den Objectträger gebrachten Wassertropfen, der Euglenen enthält, ein nur kleiner Theil beleuchtet, so häufen sich alle Individuen binnen Kurzem im Lichtbezirk an, der, um einen Ausdruck von Engelmann zu gebrauchen, wie eine Falle wirkt. Besonders interessant aber wird dieses Versuchsobject noch dadurch, dass die Lichtperception nur an einen ganz bestimmten, kleinen Theil des Körpers gebunden ist. Jede Euglena besteht aus einem grösseren, hinteren, chlorophyllführenden Theil und dem geisseltragenden, farblosen Vorderende, an welchem sich ein rother Pigmentfleck findet. Nur wenn dieses Vorderende vom Lichtstrahl getroffen oder verdunkelt wird, reagirt der Organismus durch veränderte Richtung seiner Bewegung. (Engelmann.) Ein Theil des Körpers wirkt hier also gewissermaassen als Auge.

Am eingehendsten haben sich mit der Einwirkung des Lichtes auf Schwärmsporen Stahl (IV. 34) und Strasburger (IV. 37) beschäftigt.

Ersterer fasst seine Resultate in folgende Sätze zusammen; „Das Licht übt einen richtenden Einfluss auf den Schwärmsporenkörper in der Weise, dass dessen Längsaxe annähernd mit der Richtung des Lichtstrahls zusammenfällt. Hierbei kann das farblose, cilientragende Ende entweder der Lichtquelle zu- oder von derselben abgewendet sein. Beiderlei Stellungen können, unter sonst unveränderten, äusseren Bedingungen, mit einander abwechseln und dies zwar bei sehr verschiedenen Graden der Lichtintensität. Den grössten Einfluss auf die relative Stellung hat die Intensität des Lichtes. Bei intensiverem Lichte kehren die Schwärmer ihr Mundende von der Lichtquelle ab, sie entfernen sich von derselben; bei schwächerem Lichte bewegen sie sich lichtwärts."

Die Reizbarkeit gegen Licht ist eine sehr verschiedene, sowohl nach den einzelnen Arten, als auch bei einzelnen Individuen derselben Art, sie ändert sich endlich auch bei demselben Individuum in Folge wechselnder, äusserer Bedingungen. Strasburger bezeichnet dieses ungleiche Reactionsvermögen der Schwärmsporen als Lichtstimmung.

Zwei zur Untersuchung der Lichtstimmung geeignete, sich etwas verschieden verhaltende Objecte sind die Schwärmsporen von Botrydium und Ulothrix.

Wenn Schwärmsporen von Botrydium in einem Tropfen Wasser auf einen Objectträger gebracht werden, so vertheilen sie sich im Dunkeln gleichförmig im Wasser. Werden sie dagegen jetzt beleuchtet, so richten sie sich gleich mit ihrem vordern Ende nach der Lichtquelle und eilen derselben in geraden, somit ziemlich parallelläufigen Bahnen zu. Nach wenigen, meist $1^1/_2$ bis 2 Minuten, sind fast sämmtliche Schwärmer an der Lichtseite des Tropfens, welche Strasburger der Kürze wegen auch als positiven Rand im Unterschied zum entgegengesetzten oder negativen Rand bezeichnet, angesammelt und schwärmen hier, reichlich copulirend, durcheinander. Wird das Präparat um 180° gedreht, so verlassen alle noch beweglichen Schwärmer momentan den jetzt von der Lichtquelle abgekehrten Rand des Tropfens und eilen wieder dem Lichtstrom zu. Wird die Beobachtung unter einem Mikroskop mit drehbarem Objecttisch angestellt, so kann man durch Drehung des letzteren die Schwärmer zur fortwährenden Aenderung der Bewegungsrichtung bringen. Sie lenken stets in die vom Fenster gegen das Zimmer geradlinig gerichteten Bahnen ein.

Ein etwas abweichendes Verhalten zeigen Ulothrixschwärmer. „Auch diese eilen rasch und auch in fast geraden Bahnen nach dem positiven Tropfenrand; doch nur selten thun sie es alle, vielmehr wird man in den meisten Präparaten einen grösseren oder geringeren Theil derselben ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung, also nach dem negativen Rand zu, sich bewegen sehen. Es gewährt nun ein eigenes Schauspiel, wenn die Schwärmer so in entgegengesetzter Richtung und daher mit scheinbar verdoppelter Schnelligkeit an einander vorübereilen. Wird das Präparat um 180° gedreht, so sieht man sofort die an der zuvor positiven Seite angesammelten wieder der negativen Seite, die zuvor an der negativen Seite angesammelten wieder der positiven Seite zueilen. Hier angelangt, bewegen sich die Schwärmer durcheinander, sich je nach den Präparaten schärfer oder weniger scharf am Rande haltend. Ununterbrochen bemerkt man auch, sowohl an der positiven, als auch an der negativen Seite, einzelne Schwärmer, die plötzlich den Rand verlassen und gerade aus durch den Tropfen nach dem andern Rande eilen. Ein solcher Austausch findet ununterbrochen zwischen beiden Rändern statt. Ja nicht selten kann man einzelne Schwärmer, die eben vom entgegengesetzten Rande kamen, wieder dorthin zurückkehren sehen. Noch andere bleiben mitten in ihrem Laufe stehen und eilen nach dem Ausgangsort ihrer Wanderung zurück, um eventuell von dort aus das Spiel längere Zeit pendelartig zu wiederholen."

Wie fein und rasch die Reaction der Schwärmer auf Licht ist, zeigt folgendes von Strasburger mitgetheiltes Experiment. „Schaltet man, während die Schwärmer auf dem Wege von dem einen Rande des Tropfens zum andern sind, ein Blatt Papier zwischen das Mikroskop und die Lichtquelle ein, so schwenken die Schwärmer sofort zur Seite ab, manche drehen sich selbst im Kreise, doch das dauert nur einen Augen-

blick, und sie lenken in die verlassenen Bahnen wieder ein (Schreckbewegung). Strasburger (IV. 37) nennt die Schwärmer, welche der Lichtquelle zueilen, lichthold (photophil), solche dagegen, welche sie fliehen, lichtscheu (photophob).

Wie schon oben angedeutet wurde, ist die Ansammlung der Schwärmer am negativen oder positiven Rand des Tropfens, worin sich die besondere Art ihrer Lichtstimmung kund giebt, von äusseren Bedingungen abhängig, von der Intensität des Lichtes, von der Temperatur, von der Durchlüftung des Wassers, von Entwicklungszuständen.

Wenn man mit Schwärmern experimentirt, die bei intensiver Beleuchtung sich am negativen Rand angesammelt haben, so kann man dieselben zum entgegengesetzten Rand hinüber locken. Man muss dann das Licht auf einen ihrer Stimmung entsprechenden Grad allmählich abdämpfen, indem man einen, zwei, drei oder mehr Schirme aus mattgeschliffenem Glas zwischen das Präparat und die Lichtquelle einschiebt. In noch einfacherer Weise kann man das Resultat auch dadurch erreichen, dass man sich mit dem Mikroskop langsam weiter vom Fenster entfernt, und dadurch das einfallende Licht abschwächt.

Durch die Temperatur der Umgebung wird der Grad der Lichtempfindlichkeit bei vielen Schwärmern sehr beeinflusst. Dieselben werden gewöhnlich durch Erhöhung der Temperatur, welche ausserdem auch ihre Beweglichkeit steigert, auf höhere Lichtintensitäten, durch Erniedrigung der Temperatur auf geringere Lichtintensität abgestimmt. Im ersteren Fall werden sie also lichtholder, im zweiten Fall lichtscheuer gemacht.

„Ferner verändern die Schwärmer auch ihre Lichtstimmung im Laufe ihrer Entwicklung, so zwar, dass sie in der Jugend auf höhere Intensitäten als im Alter gestimmt erscheinen."

Wie durch Experimente von Cohn, Strasburger u. A. festgestellt ist, haben nicht alle Strahlen des Spectrums auf die Bewegungsrichtung der Sporen einen Einfluss, sondern es sind vorzugsweise nur die starkbrechbaren Strahlen, die blauen, indigofarbigen und violetten, welche als Reiz empfunden werden.

Schiebt man zwischen Lichtquelle und Präparat ein Gefäss mit dunkler Kupferoxydammoniaklösung, welche nur blaues, violettes Licht hindurchlässt, so reagiren die Schwärmsporen, als ob sie von gemischtem Tageslicht getroffen würden, dagegen reagiren sie gar nicht auf Lichtstrahlen, welche durch eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali, durch die gelben Dämpfe einer Natriumflamme oder durch Rubinglas hindurchgegangen sind.

Ein anderes, mannigfaltiges und wichtiges Gebiet von Lichtwirkung bietet sich uns dar in der Chlorophyllwanderung pflanzlicher Zellen. Licht wirkt als Reiz auf chlorophyllhaltiges Protoplasma und veranlasst es, durch langsame Bewegungen sich an zweckmässigen Stellen innerhalb der Cellulosemembran anzusammeln.

Zum Studium dieser Erscheinungen ist wohl das geeignetste Object die Fadenalge Mesocarpus, an welcher Stahl (IV. 34) sehr überzeugende Beobachtungen angestellt hat.

In den zu langen Fäden vereinigten, cylindrischen Zellen spannt sich ihrer Länge nach ein dünnes Chlorophyllband mitten durch den Saftraum aus, ihn in zwei gleich grosse Hälften zerlegend, und geht mit seinen Rändern in den protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle über. Je nach der Richtung des einfallenden Lichtes verändert das Chlorophyllband seine Stellung. Wird es direct von oben oder von unten durch

schwaches Tageslicht getroffen, so kehrt es dem Beobachter seine Fläche zu. Wenn man dagegen die Beleuchtung so regulirt, dass nur Strahlen, die dem Mikroskoptisch parallel verlaufen, von der Seite zum Präparat gelangen, so drehen sich die grünen Platten um etwa 90°, bis sie eine genau verticale Stellung einnehmen und jetzt als dunkelgrüne Längsstreifen die sonst durchsichtigen Zellen ihrer Länge nach durchziehen. Zwischen beiden Extremen kann das Band alle möglichen Zwischenstellungen einnehmen, indem es stets seine Fläche senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes zu orientiren sucht. In warmen Sommertagen erfolgt der Stellungswechsel schon in wenigen Minuten; er erklärt sich aus activen Bewegungen, welche das Protoplasma innerhalb der Zellmembran ausführt.

Auch hier übt wie bei den Schwärmsporen die Intensität des Lichtes einen verschiedenen Einfluss aus. Während diffuse Beleuchtung das oben beschriebene Resultat herbeiführt, bewirkt directes Sonnenlicht eine ganz entgegengesetzte Stellung der Chlorophyllplatte. Diese kehrt jetzt ihre eine Kante der Sonne zu. Wir erhalten also folgendes Gesetz: „Das Licht übt einen richtenden Einfluss auf den Chlorophyllapparat von Mesocarpus. Bei schwächerem Lichte orientirt sich derselbe senkrecht zum Strahlengang, bei intensiver Beleuchtung fällt dessen Ebene in die Richtung des Strahlengangs." Die erste Anordnung bezeichnet Stahl als Flächenstellung, die zweite als Profilstellung.

Bei langer Dauer der intensiven Beleuchtung zieht sich das ganze Band zu einem dunkelgrünen, wurmförmigen Körper zusammen, um später unter günstigen Bedingungen wieder seine ursprüngliche Gestalt anzunehmen.

Alle diese verschiedenartigen, unter dem Reiz des Lichtes erfolgenden Bewegungen des Protoplasmas werden den Zweck haben, den Chlorophyllapparat einerseits in eine für seine Function günstige Stellung zum Licht zu bringen, anderseits ihn vor der schädigenden Wirkung zu intensiver Beleuchtung zu schützen.

Dem Einfluss des Lichtes, der bei Mesocarpus sich in so klarer Weise äussert, sind übrigens auch die mit Chlorophyllkörnern versehenen, gewebeartig verbundenen Zellen der Pflanzen unterworfen. Nur sind hier die Erscheinungen von etwas complicirterer Art (Fig. 52).

Wie zuerst Sachs entdeckt hat, sind im intensiven Sonnenlicht die Blätter hellgrüner als bei matter Beleuchtung oder im Schatten. Auf Grund dieser Wahrnehmung konnte Sachs auf intensiv beleuchteten Blättern Lichtbilder künstlich hervorrufen, wenn er sie theilweise mit Papierstreifen bedeckte (IV. 32 a). Nach einiger Zeit erscheinen nach Entfernung der Papierstreifen die von ihnen beschattet gewesenen Stellen dunkelgrün auf hellgrünem Grund.

Die ganze Erscheinung erklärt sich auch hier aus dem für Mesocarpus festgestellten Gesetz, wie die Untersuchungen von Stahl (IV. 34) nach den Vorarbeiten von Famintzin, Frank, Borodin ergeben haben. Bei matter Beleuchtung und im Schatten führt das Protoplasma solche Bewegungen aus, dass die Chlorophyllkörner an die dem Licht zugekehrten Aussenflächen der Zellen zu liegen kommen (Fig. 52 *A*), während sie an den Seitenwänden geschwunden sind. In directem Sonnenlicht dagegen strömt das Protoplasma mit den Chlorophyllkörnern den Seitenwänden (Fig. 52 *B*) zu, bis die Aussenwand ganz chlorophyllfrei geworden ist. Im ersten Fall nimmt also der ganze Chlorophyllapparat

wie bei Mesocarpus zum einfallenden Licht eine Flächenstellung, im zweiten Fall eine Profilstellung ein; dort erscheinen daher die Blätter dunkler, hier heller grün gefärbt.

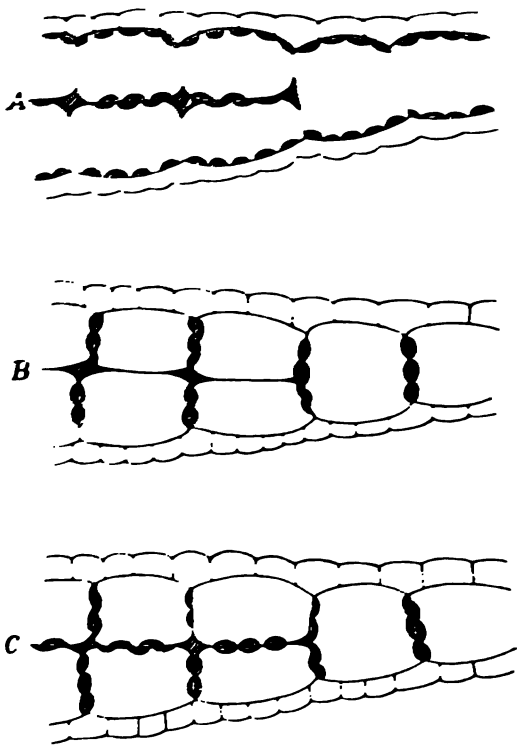


Fig. 52. Querschnitt durch das Blatt von Lemna trisulca (nach Stahl).
A Flächenstellung (Tagstellung). *B* Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. *C* Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

Ausserdem verändern die Chlorophyllkörner selbst noch ihre Gestalt in der Weise, dass sie bei intensivem Licht kleiner und kugliger werden.

Alle diese Vorgänge führen zu ein und demselben Ziel: „Die Chlorophyllkörner schützen sich bald durch Drehung (Mesocarpus), bald durch Wanderung oder Gestaltveränderung vor zu intensiver Beleuchtung." — „Bei schwacher Beleuchtung wird der Lichtquelle die grösste Fläche zugekehrt; das Licht wird so viel wie möglich aufgefangen. Ein entgegengesetztes Verhalten macht sich bei sehr starker Beleuchtung bemerkbar; es wird dem Lichte eine kleinere Fläche dargeboten."

III. Elektrische Reize.

Wie namentlich die Experimente von Max Schultze (I. 29) und Kühne (IV. 15), von Engelmann und von Verworn (IV. 39) gezeigt haben, wirken galvanische Ströme und zwar sowohl die inducirten, als die constanten, als Reiz auf das Protoplasma ein, soweit sie dasselbe direct durchströmen.

Wenn man Staubfadenhaare von Tradescantia (Fig. 53) quer zwischen die dicht genäherten, unpolarisirbaren Elektroden legt und mit schwachen Inductionsschlägen reizt, so sieht man in der vom Strom durchflossenen Strecke des Protoplasmanetzes die Körnchenströmung plötzlich still stehen. Es bilden sich unregelmässige Klumpen und Kugeln an den Protoplasmafäden aus, die an den dünnsten Stellen ein-

reissen und in Nachbarfäden aufgenommen werden. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt die Bewegung wieder, indem die Klumpen und Kugeln von den benachbarten Protoplasmaströmen allmählich ergriffen, mit fortgerissen und zur Vertheilung gebracht werden. Bei starken und oft wiederholten Inductionsschlägen, welche die ganze Zelle getroffen haben, ist eine Rückkehr zur Norm nicht mehr möglich, indem der Protoplasmakörper unter partieller Gerinnung in trübe Schollen und Klumpen verwandelt wird.

Bei Amöben und weissen Blutkörperchen stockt die Körnchenbewegung und das Vorwärtskriechen, wenn sie durch schwache Inductionsschläge gereizt werden, eine kurze Zeit und wird dann wieder in normaler Weise fortgesetzt. Stärkere Inductionsschläge haben zur Folge, dass die Pseudopodien rasch eingezogen werden und der Körper sich zur Kugel zusammenzieht; sehr starke Ströme endlich rufen ein Platzen und eine Zerstörung des zur Kugel contrahirten Körpers hervor.

Durch längere Zeit fortgesetzte Inductionsströme kann man niedere einzellige Organismen stückweise zerstören und verkleinern. Bei Actinosphärium verläuft der Vorgang in folgender Weise. Die Pseudopodien, welche nach den beiden Elektroden gerichtet sind, zeigen bald Varicositäten und werden allmählich, indem das Protoplasma zu Kügelchen und Spindeln zusammenfliesst, ganz eingezogen (Fig. 54). Dann fällt an diesen Stellen die Oberfläche des Körpers immer mehr einer Zerstörung, gewissermaassen einer Art von Einschmelzung, anheim, wobei die im Protoplasma eingeschlossenen Flüssigkeitsvacuolen platzen. Dagegen erhalten sich die senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodien unverändert. Nach Beseitigung des Reizes erholt sich nach und nach das eventuell bis zur Hälfte oder auf ein Drittel reducirte Individuum und ergänzt die durch Einschmelzung verloren gegangenen Theile.

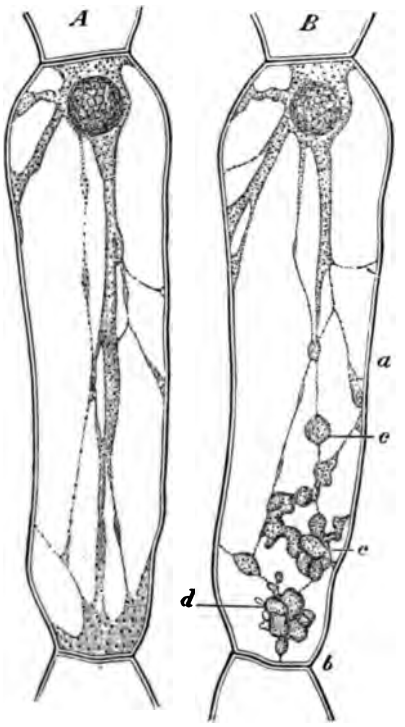


Fig. 53. ***A*** **u.** ***B*** **Zelle eines Staubfadenhaares von Tradescantia virginica.** ***A*** Ungestörte Protoplasmaströmung. ***B*** Protoplasma nach Reizung kugelig zusammengeballt. *a* Zellwand, *b* Querwand zweier Zellen, *c*, *d* Protoplasma zu Klumpen zusammengeballt. (Nach Kühne.) Aus Verworn Fig. 13.

Aehnliches bewirkt die Anwendung des constanten Stromes bei Actinosphärium (Fig. 55), Actinophrys, Pelomyxa, Myxomyceten. Beim Schliessen des Stromes entsteht an dem positiven Pol (der Anode) (Fig. 55 +) eine Erregung, die sich in Einziehung der Pseudopodien und bei längerer Dauer in einer Zerstörung des Protoplasma an der Eintrittsstelle des Stroms kund giebt. Beim Oeffnen desselben hört die Einschmelzung an der Anode sofort auf und es tritt dagegen eine bald

vorübergehende Zusammenziehung an der der Kathode zugewandten Körperoberfläche ein.

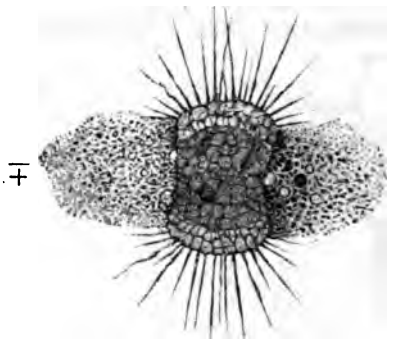


Fig. 54.

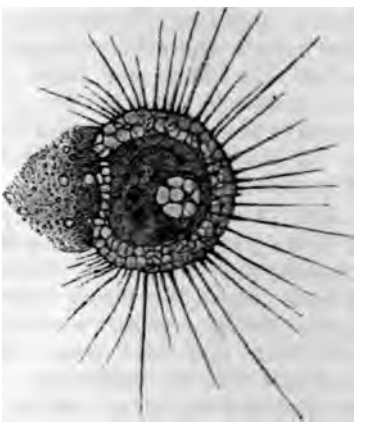


Fig. 55.

Fig. 54. Actinosphärium Eichhornii. Wirkung von Wechselströmen. An beiden Polen gleichmässig fortschreitender Zerfall des Protoplasma. **Nach Verworn** Taf. I, Fig. 5.

Fig. 55. Actinosphärium Eichhornii zwischen den Polen eines constanten Stromes. Einige Zeit nach Schliessung des Stromes beginnt an der Anode (+) der körnige Zerfall des Protoplasma. An der Kathode (—) sind die Pseudopodien wieder normal geworden. Nach Verworn Taf. I, Fig. 2.

Interessanter und wichtiger als diese Reizvorgänge sind vielleicht

die Erscheinungen des Galvanotropismus,

welche Verworn an einer Anzahl einzelliger Organismen (IV. 39 u. 40) entdeckt hat.

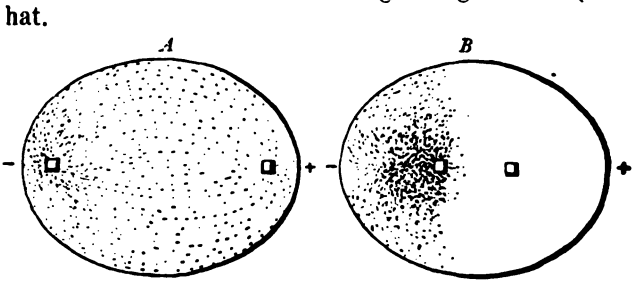


Fig. 56. Bei Schliessung des constanten Stromes schwimmen in einem Wassertropfen (*A*) alle Paramäcien innerhalb der Stromcurven nach dem negativen Pol und haben nach einiger Zeit sich jenseits des negativen Pols angehäuft (*B*). **Nach Verworn** (IV. 40) Fig. 20.

Unter Galvanotropismus versteht Verworn die Erscheinung, dass durch den constanten Strom manche Organismen zu Bewegungen in einer bestimmten Richtung veranlasst werden, in ähnlicher Weise wie durch den Lichtstrahl (Heliotropismus). „Bringt man auf einen Objectträger zwischen zwei unpolarisirbare Elektroden einen Tropfen, der Paramäcium aurelia in möglichst grosser Individuenzahl enthält und schliesst

dann den constanten galvanischen Strom, so sieht man im Augenblick der Schliessung sämmtliche Paramäcien die Anode verlassen und als dichten Schwarm auf die Kathode zueilen, wo sie sich in grossen Mengen ansammeln. Nach wenigen Secunden ist der übrige Theil des Tropfens vollkommen leer von den Protisten und nur die kathodische Seite desselben zeigt ein dichtes Gewimmel von ihnen. Hier bleiben sie während der ganzen Dauer des Stromes. Wird nun der Strom geöffnet, so sieht man den ganzen Schwarm wieder die Kathode verlassen und in der Richtung nach der Anode hinüberschwimmen. Diesmal findet keine vollkommene Ansammlung an der Anode statt, sondern ein Theil der Protisten bleibt gleichmässig im Tropfen zerstreut, Anfangs jedoch ohne der Kathode näher zu kommen, was erst ganz allmählich einige Zeit nach der Stromöffnung geschieht. Schliesslich sind wieder alle Protisten gleichmässig im Tropfen vertheilt."

Hat man spitze Elektroden angewandt, so schwärmen die Paramäcien innerhalb der Stromcurven der Kathode zu (Fig. 56 *A*). Es entsteht ein Bild, wie wenn Eisenfeilspähne von einem Magneten angezogen werden. „Dabei macht man," wie Verworn bemerkt, „die Beobachtung, dass, nachdem alle Paramäcien nach dem negativen Pol hinübergewandert sind, die grösste Anhäufung sich hinter, d. h. also jenseits des negativen Pols (vom positiven Pol aus gerechnet), gebildet hat und dass sich nur wenige an der anderen Seite des Pols aufhalten (Fig. 56 *B*). Bei Oeffnung des Stroms schwimmen die Protisten in der oben beschriebenen Weise wieder in der Richtung nach dem positiven Pol zurück und zwar ebenfalls zuerst mit strenger Innehaltung der Stromcurven, bis allmählich die Bewegung und damit die Vertheilung im Tropfen wieder regellos wird."

In derselben Weise sind noch manche andere Infusorien, wie Stentor, Colpoda, Halteria, Coleps, Urocentrum, und Flagellaten, wie Trachelomonas, Peridinium galvanotropisch.

Galvanotropismus zeigen auch Amöben. Während sie im ersten Augenblick der Schliessung des constanten Stroms eine Sistirung der Körnchenströmung erfahren, treten dann plötzlich an dem der Kathode zugewandten Ende hyaline Pseudopodien hervor und indem in derselben Richtung die andere Leibessubstanz nachfliesst und immer wieder neue Pseudopodien hervorgestreckt werden, kriechen die Amöben nach der Kathode zu. Bei Umkehr des Stromes kann man auch eine plötzliche, ruckweise Umkehr der Körnchenströmung und ein Kriechen nach der entgegengesetzten Richtung beobachten.

Die Bewegung nach der Kathode kann man als negativen Galvanotropismus bezeichnen. Wie es nun einen negativen und positiven Heliotropismus und Thermotropismus giebt, so lässt sich auch in einzelnen Fällen die Erscheinung eines positiven Galvanotropismus nachweisen. Verworn hat ihn bei Opalina ranarum, bei einigen Bakterien und Flagellaten, wie Cryptomonas und Chilomonas beobachtet. Beim Schliessen des Stromes wandern die genannten Arten anstatt nach der Kathode nach der Anode hin und sammeln sich daselbst an. Sind in einem Tropfen gleichzeitig ciliate Infusorien und Flagellaten vorhanden, dann eilen sie bei Schliessung des constanten Stromes nach entgegengesetzter Richtung auseinander, so dass schliesslich zwei scharf von einander gesonderte Gruppen zu sehen sind, die Flagellaten an der Anode, die Ciliaten an der Kathode. Wurde der Strom nun gewendet, so rückten sie wie zwei feindliche Heere gegeneinander los, bis sie sich

wieder an den gegenüberliegenden Polen angesammelt hatten. Jede Stromschliessung vollzog in wenigen Secunden eine scharfe Trennung der vorher in unentwirrbarem Gewimmel vermischten Infusorienformen.

IV. Mechanische Reize.

Druck, Erschütterung, Quetschung wirken als Reiz auf das Protoplasma ein. Schwache mechanische Reize bleiben in ihrer Wirkung auf die nächst betroffene Stelle beschränkt, starke Reize breiten sich auf grössere Entfernung aus und haben eine grössere und schnellere Wirkung als schwächere. Wenn eine Zelle von Tradescantia oder Chara oder ein Plasmodium von Aethalium erschüttert oder an einer Stelle gedrückt wird, so steht die Körnchenbewegung eine Zeit lang still, an den Protoplasmafäden können sich sogar Anschwellungen und Klumpen bilden, in ähnlicher Weise wie nach Reizung mit dem elektrischen Strom. So kommt es häufig, dass beim Herrichten der Präparate schon durch das Auflegen des Deckgläschens die Protoplasmabewegung zum Stillstand gebracht wird. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt sie dann allmählich wieder zurück.

Amöben und weisse Blutkörperchen ziehen bei heftiger Erschütterung ihre Pseudopodien ein und nehmen Kugelgestalt an. Rhizopoden mit schön ausgebreiteten, langen Fäden thun dies oft mit einer solchen Energie, dass die Enden, welche an dem Objectträger kleben, abreissen (Verworn).

Mit einer feinen Nadel kann man eine einzelne Stelle local reizen. Die Wirkung bleibt auf dieselbe beschränkt, wenn der Reiz schwach war, und äussert sich in einem Varicöswerden und einer Verkürzung des Pseudopodiums. Starke und wiederholte Reize rufen auch in den nicht direct getroffenen, benachbarten Pseudopodien Contractionserscheinungen hervor (Fig. 57 *B*).

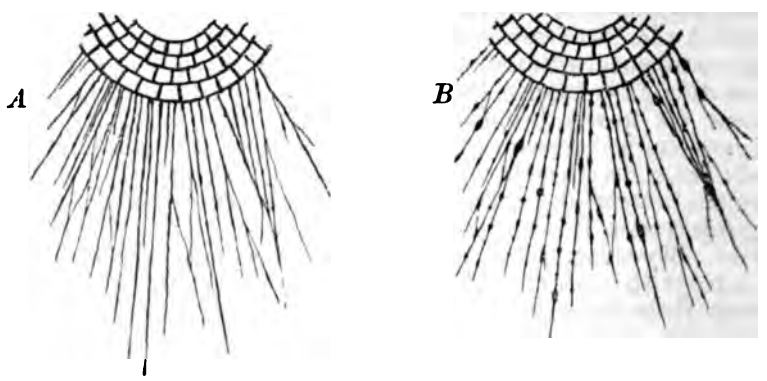


Fig. 57. Orbitolites. Ein Theil der Oberfläche mit Pseudopodien. Links ungestört, rechts total durch andauernde Erschütterung gereizt. Nach Verworn (III. 24) Fig. 7.

Für die Nahrungsaufnahme der Rhizopoden ist dies von Bedeutung. Wenn ein Infusor oder irgend ein anderes kleines Thier mit einem ausgestreckten Pseudopodium in Berührung kommt, wird es von demselben festgehalten und vom Protoplasma rings umflossen. Dann wird es, indem sich das Pseudopodium allmählich verkürzt, wobei sich auch noch

die benachbarten Fäden eventuell betheiligen, in die centrale Protoplasmamasse geschafft, wo es verdaut wird.

V. Chemische Reize.

Ein lebender Zellkörper kann sich bis zu einem gewissen Grade chemischen Veränderungen seiner Umgebung anpassen. Eine Hauptbedingung dabei ist freilich, dass die Veränderungen nicht plötzlich, sondern allmählich eintreten.

Plasmodien von Aethalium gedeihen in einer zweiprocentigen Lösung von Traubenzucker, wenn man den letzteren in langsam steigender Dosis zum Wasser zusetzt (IV. 35). Würde man sie gleich aus reinem Wasser in die chemisch veränderte Umgebung bringen, so würde der plötzliche Wechsel den Tod zur Folge haben, und dasselbe würde eintreten, wollte man sie aus der zweiprocentigen Zuckerlösung gleich in reines Wasser zurückversetzen. Wie man hieraus sieht, muss das Protoplasma Zeit haben, sich, wahrscheinlich durch Zu- und Abnahme seines Wassergehaltes, den veränderten Bedingungen anzupassen.

Meerwasseramöben und Rhizopoden bleiben am Leben, wenn durch allmähliche Verdunstung das in einem offenen Gefäss stehende Meerwasser selbst einen Salzgehalt von 10 Procent erreicht hat. Süsswasseramöben lassen sich allmählich an 4procentige Kochsalzlösung gewöhnen, während sie durch plötzlichen Zusatz schon einer einprocentigen Lösung sich zu Kugeln zusammenziehen und mit der Zeit in glänzende Tropfen zerfallen.

Bei der Anpassung an eine neue chemische Umgebung werden die einzelnen Zellkörper mehr oder minder Veränderungen in ihrer Structur und in ihrer Lebensthätigkeit erfahren. Wenn sich das letztere in einer für uns wahrnehmbaren Weise äussert, werden wir von chemischen Reizwirkungen sprechen. Die auf diesem ausserordentlich umfangreichen Gebiete zu beobachtenden Erscheinungen fallen verschieden aus, je nachdem das chemische Reizmittel allseitig und gleichmässig oder nur in einer bestimmten Richtung, also einseitig, auf den Zellkörper einwirkt.

a) Erste Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen.

Um die erste Gruppe der Erscheinungen zu erläutern, soll auf das Verhalten des Protoplasma gegen einzelne Gase und gegen die unter dem gemeinsamen Namen der Anästhetica zusammengefassten Stoffe näher eingegangen werden.

In den Pflanzenzellen hört die Bewegung des Protoplasma in kurzer Zeit auf, wenn man sie anstatt in Wasser in einen Tropfen Olivenöl einlegt und dadurch den Luftzutritt abschliesst (IV. 15). Nach Entfernung des Oeles kann man die Bewegung allmählich wiederkehren sehen.

Die Verlangsamung und schliesslich den Stillstand der Protoplasmaströmung kann man auch dadurch hervorrufen, dass man die atmosphärische Luft durch Kohlensäure oder durch Wasserstoff verdrängt. Zur Anstellung derartiger Experimente hat man besondere Object-

träger mit Gaskammern construirt, durch welche man einen Strom von Kohlensäure oder Wasserstoff hindurchleiten kann. Nach einem Aufenthalt der Pflanzenzellen von 45 Minuten bis einer Stunde im Kohlensäurestrome ist die Bewegung durchschnittlich überall erloschen; bei Anwendung des Wasserstoffs ist eine etwas längere Zeit dazu erforderlich (III. 5).

Die Lähmung des Protoplasma kann, wenn sie nicht zu lange Zeit angedauert hat, stets durch Sauerstoffzufuhr wieder aufgehoben werden. „Offenbar bindet das lebendige Protoplasma den Sauerstoff der Umgebung chemisch, und wird die so entstandene feste Sauerstoffverbindung, von der unter normalen Verhältnissen in jedem Protoplasmakörper ein gewisser Vorrath angenommen werden muss, während der Bewegungen beständig zerstört, vermuthlich unter Abspaltung von Kohlensäure." (Engelmann. III. 5.) Entziehung von Sauerstoff wirkt daher lähmend auf die Reizbarkeit und überhaupt auf jede Lebensthätigkeit des Protoplasma ein.

Einen deutlich ausgesprochenen Einfluss auf die Lebensthätigkeit der Zelle haben die Anästhetica, Chloroform, Morphium, Chloralhydrat etc. Es wirken diese Stoffe nicht nur, wie man häufig glaubt, auf das Nervensystem ein, sondern ebenso gut auch auf jedes Protoplasma. Die Wirkungsweise ist nur eine graduell verschiedene; es wird die Reizbarkeit der Nervenzellen früher und rascher herabgesetzt und endlich aufgehoben als die Reizbarkeit des Protoplasma. Auch wird bei der medicinischen Verwendung der Narcotica beim Menschen nur eine Einwirkung auf das Nervensystem angestrebt, da eine tiefere Narcose der Elementartheile einen Stillstand des Lebensprocesses und also den Tod zur Folge haben würde. Dass aber die Reizbarkeit des Protoplasma im Pflanzen- und Thierreich ohne bleibenden Schaden vorübergehend aufgehoben werden kann, wird aus folgenden Beispielen klar hervorgehen:

Die Sinnpflanze oder Mimosa pudica ist gegen Berührung sehr empfindlich. Wenn ein Fiederblättchen etwas erschüttert wird, so klappt es sofort zusammen und sinkt aus der aufgerichteten Stellung nach abwärts herab. Gleichzeitig ist sie ein Beispiel für eine rasche Reizfortleitung bei Pflanzen, welche auch ohne Anwesenheit von Nerven, einfach in der Weise vor sich geht, dass der Reizanstoss von einem Protoplasmakörper auf den angrenzenden rasch übertragen wird. In Folge dessen schlagen bei Berührung, je nach der Stärke derselben, nicht nur die unmittelbar betroffenen Blätter, sondern auch die Blätter desselben Zweiges, eventuell sogar der ganzen Pflanze zusammen, wobei gewisse, hier nicht näher zu besprechende, mechanische Einrichtungen in Wirksamkeit treten.

Um nun den Einfluss der Anästhetica zu studiren, stelle man eine mit voller Reizbarkeit ausgestattete Sinnflanze unter eine Glasglocke und lege noch, wenn sie ihre Blätter vollständig ausgebreitet hat, einen mit Chloroform oder Aether durchtränkten Schwamm darunter (Claude Bernard IV. 1). Nach einer halben Stunde etwa hat durch die Chloroform- oder Aetherdämpfe das Protoplasma seine Reizbarkeit eingebüsst. Nach Entfernung der Glocke kann man die normal ausgebreiteten Blättchen berühren, sogar heftig quetschen oder abschneiden, ohne dass eine Reaction eintritt: der Erfolg ist derselbe wie bei einem mit Nerven versehenen höheren Geschöpf. Und trotzdem ist das Protoplasma, vorausgesetzt, dass der Versuch mit der nothwendigen Vorsicht angestellt worden ist, nicht abgestorben. Denn nachdem die Sinnpflanze

einige Zeit in frischer Luft zugebracht hat, schwindet allmählich die Narcose; erst schlagen einzelne Blättchen bei kräftiger Berührung noch langsam zusammen, endlich ist die volle Reizbarkeit wieder zurückgekehrt.

In derselben Weise lassen sich Eier und Samenfäden in Narcose versetzen. Als Richard Hertwig und ich (IV. 12a) lebhaft bewegliche Samenfäden von Seeigeln in eine mit Meerwasser hergestellte 0,5-procentige Lösung von Chloralhydrat brachten, wurde ihre Bewegung schon nach 5 Minuten vollständig aufgehoben, kehrte indessen, nachdem reines Meerwasser zugesetzt worden war, sehr rasch wieder. Auch befruchteten die durch den vorübergehenden Aufenthalt in 0,5 Procent Chloral gelähmten Samenfäden, als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, fast ebenso bald als frischer Samen. Nach halbstündiger Einwirkung der Chlorallösung wurde die dadurch hervorgerufene Lähmung der Samenfäden eine stärkere und hielt längere Zeit auch nach Entfernung des schädigenden Mittels an. Erst nach einigen Minuten begannen einzelne Samenfäden schlängelnde Bewegungen, die bald lebhafter wurden. Als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, waren diese nach 10 Minuten noch nicht befruchtet, obwohl auf ihrer Oberfläche schon viele Samenfäden sich festgesetzt hatten und bohrende Bewegungen ausführten. Aber auch hier blieb schliesslich die Befruchtung und normale Theilung der Eier nicht aus.

Wie bei den Samenfäden, lässt sich auch bei den Eiern die Reizbarkeit durch eine 0,2—0,5procentige Lösung von Chloralhydrat und von ähnlichen Substanzen beeinflussen, was sich dann bei Zusatz von Samenflüssigkeit in einer Veränderung des normalen Befruchtungsprocesses zu erkennen giebt. Denn während normaler Weise nur ein einziger Samenfaden in das Ei eindringt und sofort die Bildung einer festen Dotterhaut veranlasst, durch welche das Nachdringen weiterer Samenfäden unmöglich gemacht wird, tritt bei chloralisirten Eiern Mehrbefruchtung ein. Dabei konnte festgestellt werden, dass je nach dem Grade der Chloralwirkung, je nach der Dauer der Einwirkung und der Concentration der Lösung, die Zahl der Samenfäden stieg, welche in das Ei gelangt waren, ehe durch Abscheidung der Dotterhaut der Weg für weitere Eindringlinge verlegt war. Offenbar ist durch die chemische Substanz die Reactionsfähigkeit des Eiplasmas herabgesetzt, so dass der vormals durch einen Samenfaden ausgeübte Reiz nicht mehr genügt, sondern durch das Eindringen von 2, 3 und mehr Samenfäden in entsprechender Weise gesteigert werden muss, um das Ei zur Membranbildung anzuregen.

Ein letztes Beispiel wird uns endlich noch zeigen, dass auch chemische Processe in der Zelle durch Anästhesirung eine Hemmung erfahren können. Wie bekannt, rufen die Spaltpilze, welche die Bierhefe bilden, Saccharomyces cerevisiae, in einer Zuckerlösung alkoholische Gährung hervor, wobei Bläschen von Kohlensäure in der Flüssigkeit aufsteigen. Als Claude Bernard (IV. 1) eine Zuckerlösung mit Chloroformwasser oder Aetherwasser versetzte und dann Bierhefe hinzufügte, trat keine Gährung auch unter sonst günstigen Bedingungen ein. Als darauf die Hefepilze von der Chloroformlösung abfiltrirt, mit reinem Wasser ausgewaschen und in reine Zuckerlösung gebracht wurden, riefen sie in kurzer Zeit wieder Gährung hervor; sie hatten also das Vermögen, Zucker in Alkohol und Kohlensäure umzuwandeln, welches durch Chloroform- und Aetherwirkung vorübergehend aufgehoben war, wieder erhalten.

In ähnlicher Weise kann die Chlorophyllfunction der Pflanzen und die mit ihr zusammenhängende Abscheidung von Sauerstoff im Sonnenlicht durch Chloroform sistirt werden (Claude Bernard).

b) Zweite Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen.

Sehr interessante und mannichfaltige Reizerscheinungen werden hervorgerufen, wenn chemische Substanzen nicht allseitig, wie in den eben betrachteten Fällen, sondern nur einseitig, in einer bestimmten Richtung, den Zellkörper treffen. Dieser kann dadurch zu Formveränderungen und zu Bewegungen nach einer bestimmten Richtung veranlasst werden, Erscheinungen, die man unter dem Namen des Chemotropismus (Chemotaxis) zusammen gefasst hat.

Die chemotropischen Bewegungen können entweder nach der Reizquelle zu gerichtet oder im Gegentheil von ihr abgewandt sein. In ersterem Falle wirken die chemischen Substanzen anziehend, in letzterem abstossend auf den Protoplasmakörper ein. Es hängt dies theils von der chemischen Natur des Stoffes, theils auch von der Eigenart der dem Versuch dienenden Plasmaart, theils auch von dem Concentrationsgrad der chemischen Substanz ab. Ein Stoff, der in geringerer Concentration anziehend wirkt, kann in stärkerer Concentration abstossen. Es liegen hier ähnliche eigenthümliche Verschiedenheiten vor, wie bei der Einwirkung gedämpften und starken Lichtes. Ebenso wie der Heliotropismus ein positiver und ein negativer sein kann, hat man auch einen positiven und einen negativen Chemotropismus zu unterscheiden.

Wir wollen auch hier zuerst die Einwirkung von Gasen, alsdann von Lösungen in das Auge fassen und uns dabei mit einigen sinnreichen Methoden bekannt machen, welche wir besonders dem Botaniker Pfeffer (IV. 26) verdanken.

1) Gase.

Ein gutes chemisches Lockmittel für freibewegliche Zellen ist der Sauerstoff, wie namentlich die Experimente von Stahl, Engelmann und Verworn lehren.

Stahl hat mit Plasmodien von Aethalium septicum experimentirt (IV. 35). Er füllte einen Glascylinder zur Hälfte mit ausgekochtem Wasser, das er zum Luftabschluss mit einer sehr dünnen Oelschicht bedeckte, und legte an die Wand des Cylinders einen Streifen Filtrirpapier, auf dem sich ein Plasmodium ausgebreitet hatte, in der Weise, dass die Hälfte in das Wasser tauchte. Schon nach kurzer Zeit verdünnten sich die im sauerstofffreien Wasser befindlichen Protoplasmastränge, und bald war alles Protoplasma über die Oelschicht, die auf das Plasmodium sonst nicht schädigend einwirkt, emporgewandert nach dem oberen Theile des Cylinders, wo der Sauerstoff der Luft zutreten konnte. Man kann den Versuch auch in der Weise anstellen, dass man ein Plasmodium in einen mit ausgekochtem Wasser ganz gefüllten Cylinder bringt, die Oeffnung mit einem durchlöcherten Kork schliesst und den Cylinder mit der Oeffnung nach unten in einen mit frischem Wasser gefüllten Teller

stellt. Bald ist das Plasmodium durch die feinen Löcher des Korks hindurch dem sauerstoffreicheren Medium entgegengewandert.

Interessante Untersuchungen über den richtenden Einfluss des Sauerstoffs auf die Bewegungen der Bakterien hat Engelmann (IV. 7) angestellt und gezeigt, dass man manche Bakterienformen als ein sehr feines Reagens zum Nachweis sehr geringer Sauerstoffmengen benutzen kann. Wird in eine Flüssigkeit, die gewisse Bakterien enthält, eine kleine Alge oder Diatomee gebracht, so ist dieselbe in kurzer Zeit von einer dichten Hülle von Bakterien umgeben, die durch den bei der Chlorophyllassimilation frei werdenden Sauerstoff angezogen werden.

Verworn (IV. 40) sah eine Diatomee von einem Wall bewegungslos liegender Spirochaeten eingeschlossen, die im übrigen Theil des Präparates fast ganz fehlten (Fig. 58). Plötzlich bewegte sich die Diatomee eine Strecke weit aus dem Bakterienhaufen heraus. Die Spirochaeten, welche so von ihrer Sauerstoffquelle im Stich gelassen waren, lagen zunächst einige Augenblicke ruhig, fingen aber bald darauf an, sich lebhaft zu bewegen und in dichten Schaaren wieder zu der Diatomee hinüberzuschwimmen. In 1 bis 2 Minuten waren fast alle wieder um dieselbe versammelt und blieben bewegungslos an ihr liegen.

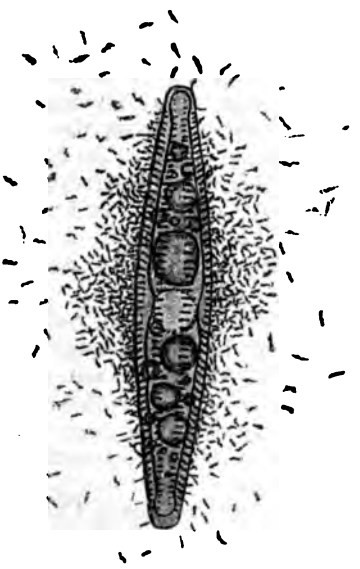


Fig. 58. Eine grosse Diatomee (Pinnularia) von einem Haufen von Spirochaete plicatilis umgeben. Nach Verworn (IV. 40) Fig. 14.

Aus der Reizwirkung des Sauerstoffs erklärt es sich auch, dass man an mikroskopischen Präparaten nach einiger Zeit fast alle Bakterien, Flagellaten und Infusorien an den Rändern oder um Luftblasen, die sich im Wasser befinden, angesammelt findet.

Einen recht lehrreichen Versuch theilt Verworn (IV. 40) mit. Man bringe eine grosse Menge Paramaecien in ein mit sauerstoffarmem Wasser gefülltes Reagensglas, das man umgekehrt über Quecksilber aufstellt. Bald beginnen die Flimmerbewegungen in Folge des Mangels von Sauerstoff langsam zu werden. Wenn man jetzt eine Blase reinen Sauerstoffs von unten her in das Reagensglas hineinlässt, so sieht man dieselbe schon nach wenigen Sekunden von einer dicken, weissen Hülle von Paramaecien umgeben, „die von Sauerstoffdurst getrieben, wild auf die Sauerstoffblase losstürmen".

2) Flüssigkeiten.

Ueber die Reizwirkungen von flüssigen Substanzen liegen systematische Untersuchungen von Stahl und Pfeffer vor.

Stahl (IV. 35) hat als Untersuchungsobject auch hier wieder die Lohblüthe benutzt. Auf diese kann schon einfaches Wasser als Reiz wirken, eine Erscheinung, die Stahl als positiven und negativen

Hydrotropismus beschrieben hat. Ein gleichmässig auf einen Streifen feuchten Filtrirpapiers ausgebreitetes Plasmodium zieht sich stets, wenn das Papier auszutrocknen beginnt, nach den Stellen zurück, welche noch am feuchtesten geblieben sind. Wenn man während des Austrocknens über das Papier senkrecht einen mit Gelatine bestrichenen Objectträger in 2 mm Abstand anbringt, so erheben sich an dieser Stelle, durch den von der Gelatine ausgehenden Wasserdampf angezogen, einzelne Aeste vom Plasmodiumnetz senkrecht in die Höhe, bis sie die Gelatine erreichen und sich auf ihr ausbreiten; nach wenigen Stunden kann so das ganze Plasmodium auf die feuchtere Unterlage übergewandert sein. Zur Zeit, wo sich die Myxomyceten zur Fruchtbildung anschicken, tritt an Stelle des positiven der negative Hydrotropismus. Die Plasmodien suchen jetzt im Gegentheil die trockensten Stellen ihrer Umgebung auf und weichen vor feuchten Gelatinestückchen und angefeuchtetem Filtrirpapier, das man in ihre Nähe bringt, zurück.

Die Erscheinungen des Hydrotropismus finden leicht ihre Erklärung darin, dass das Protoplasma ein gewisses Quantum von Imbibitionswasser enthält, welches in gewissen Graden schwanken und auch während der Entwicklung des Zellkörpers zu- und abnehmen kann. Je reichlicher vom Imbibitionswasser das Protoplasma durchtränkt ist, um so lebhaftere Bewegungen wird es im Allgemeinen zeigen. Während der vegetativen Periode hat das Plasmodium von Aethalium die Neigung, seinen Wassergehalt zu erhöhen und wird sich daher nach der Wasserquelle zu bewegen; beim Eintritt in die Fortpflanzungsperiode dagegen flieht es die Feuchtigkeit, weil bei der Sporenbildung der Wassergehalt des Protoplasmas vermindert wird.

Manche chemische Substanzen wirken anziehend, andere abstossend auf Plasmodien ein. Wenn man ein auf feuchtem Substrat ausgebreitetes Netz von Aethalium mit einer Filtrirpapierkugel in Berührung bringt, die von einem Lohaufguss durchtränkt ist, so kriechen alsbald einzelne Plasmastränge nach der Nahrungsquelle hin; schon nach wenigen Stunden sind alle Zwischenräume der Papierkugel vom Schleimpilz durchsetzt.

Um den negativen Chemotropismus zu studiren, bringe man an den Rand eines auf feuchtem Filtrirpapier ausgebreiteten Schleimpilzes einen Kochsalzkrystall oder Salpeter oder einen Tropfen Glycerin. Man wird dann sehen, wie sich unter dem Reiz der im Filtrirpapier sich ausbreitenden, concentrirten Salz- oder Glycerinlösung das Protoplasma von der Reizquelle in immer grösserem Umkreise zurückzieht.

So besitzen die leicht zerstörbaren, nackten Plasmodien die wunderbare Fähigkeit, auf der einen Seite schädlichen Substanzen aus dem Wege zu gehen, auf der anderen Seite ihr Substrat nach allen Richtungen zu durchsuchen und die ihnen zusagenden Stoffe aufzunehmen. „Trifft nämlich irgend einer der zahlreichen Zweige eines Plasmodiums zufällig auf einen an Nährstoffen reichen Boden, so erfolgt sofort ein Zufluss des Plasmas nach der begünstigten Stelle."

In bahnbrechenden Untersuchungen hat Pfeffer (IV. 26) den Chemotropismus kleiner, freibeweglicher Zellen, wie Samenfäden, Bakterien, Flagellaten, Infusorien genauer erforscht und dabei ein sehr einfaches und sinnreiches Verfahren eingeschlagen.

Pfeffer nimmt feine Glascapillaren, die 4—12 mm lang, an einem Ende zugeschmolzen sind und an dem andern Ende eine Mündung von 0,03—0,15 mm im Lichten je nach der Grösse der zu untersuchenden

Organismen besitzen. Dieselben werden etwa ein Drittel oder zur Hälfte mit dem Reizmittel gefüllt, während der nach dem zugeschmolzenen Ende befindliche Raum noch Luft enthält.

Um die Gebrauchsweise zu erläutern, diene Aepfelsäure, in welcher Pfeffer ein Reizmittel entdeckt hat, das die Samenfäden der Farne in hohem Grade anlockt und das wahrscheinlich zu diesem Zwecke auch in der Natur von den Archegonien ausgeschieden wird. Eine Capillare, die mit 0,01 % Aepfelsäure gefüllt ist, wird nach sorgfältiger Reinigung ihrer Oberfläche in einen Tropfen Wasser, in dem sich viele Samenfäden der Farne befinden, vorsichtig hineingeschoben. Bei 100- bis 200facher Vergrösserung wird man dann sehen, wie sofort einzelne Samenfäden nach der Oeffnung der Capillare zusteuern, von welcher die Aepfelsäure in das Wasser zu diffundiren beginnt. Sie dringen alsbald in die Capillare selbst ein; ihre Zahl nimmt rasch zu und ist in 5 — 10 Minuten auf viele Hunderte gestiegen. Nach einiger Zeit sind fast sämmtliche Samenfäden mit Ausnahme weniger Exemplare in das Glasröhrchen hineingeschlüpft.

Wenn man in der angegebenen Weise eine Prüfung mit verschiedenen Concentrationsgraden der Aepfelsäure vornimmt, so ergiebt sich ein ähnliches Gesetz wie bei der Einwirkung verschiedener Wärmegrade auf die Protoplasmaströmung. Von einem gewissen Minimalwerth an, der bei 0,001 % liegt, und den man als Schwellenwerth bezeichnen kann, wächst die anziehende Wirkung mit zunehmender Concentration der Lösung bis zu einem bestimmten Punkt, dem Optimum oder Maximum des Reizerfolges; bei weiterer Zunahme der Concentration nimmt erst die Anziehung ab, und hier endlich tritt ein Moment ein, wo der positive in den negativen Chemotropismus umschlägt.

Die stark concentrirte Lösung wirkt geradezu entgegengesetzt und stösst die Samenfäden von sich ab. Wie gering die Menge Aepfelsäure ist, durch welche schon ein Reizerfolg erzielt werden kann, wird man am besten daraus ersehen, dass in einem Röhrchen mit einer 0,001 % Lösung sich nur 0,0000000284 mg oder der 35millionste Theil eines Milligramm Apfelsäure befindet.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, muss der chemische Reiz, um eine bestimmte Bewegungsrichtung bei einzelligen Organismen hervorzurufen, nur einseitig oder wenigstens von einer Seite intensiver einwirken. Das ist nun auch in den mitgetheilten Experimenten der Fall; denn indem aus der Capillarmündung die Aepfelsäure in die Umgebung diffundirt, gerathen die Samenfäden, wenn sie zur Capillaröffnung und wenn sie dann weiter durch dieselbe in der Röhre vordringen, in Lösungen von allmählich steigender Concentration. Durch die Diffusion wird eine ungleiche Vertheilung des Reizmittels um den Körper der Samenfäden hergestellt; „erst durch Concentrationsunterschiede wirkt die Aepfelsäure als ein die Bewegungsrichtung bestimmender Reiz."

In einer homogenen Lösung bleiben die Samenfäden, wie nicht anders zu erwarten ist, gleichmässig vertheilt, doch wird auf dieselben auch unter diesen Verhältnissen eine specifische Reizwirkung ausgeübt, die aber nur auf indirectem Wege und zwar daran zu erkennen ist, dass gewissermaassen die Stimmung der Zellen gegen Aepfelsäure

eine Aenderung erfahren hat. Pfeffer konnte hier ähnliche Beziehungen nachweisen, wie sie für die Sinneswahrnehmungen des Menschen durch das Weber-Fechner'sche Gesetz festgestellt sind. „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung oder die Reaction in arithmetischer Progression."

Das in vieler Beziehung sehr wichtige Verhältniss soll wieder an dem Verhalten der Samenfäden gegen Aepfelsäure veranschaulicht werden.

Wenn der Experimentator zu der Flüssigkeit, in welcher sich die Samenfäden der Farne befinden, etwas Aepfelsäure hinzufügt und gleichmässig vertheilt, so dass eine 0,0005 %ige Lösung entsteht, so wirkt eine 0,001 %ige Aepfelsäure in einer Capillarröhre, die zum Einfangen dienen soll, nicht mehr anlockend, wie es der Fall war zur Zeit, als die Samenfäden in reinem Wasser waren. Vielmehr muss jetzt die Capillarflüssigkeit zur Erreichung des Schwellenwerthes 0,015 % und bei einem Gehalt des Wassers von 0,05 % Aepfelsäure 1,5 % von diesem Reizmittel enthalten; oder allgemeiner ausgedrückt: die Lösung in der Capillare muss 30mal so viel Aepfelsäure enthalten als die Aussenflüssigkeit, aus welcher die Samenfäden eingefangen werden sollen. Die Reizempfänglichkeit oder Reizstimmung der Samenfäden verändert sich also, wenn sie in einem Medium verweilen, das schon eine bestimmte Menge der Substanz enthält, die als Reizmittel dienen soll. Man kann sie so auf künstlichem Wege auf der einen Seite unempfänglich machen gegen schwache Lösungen von Aepfelsäure, die unter anderen Bedingungen als gutes Reizmittel wirken, auf der anderen Seite können sie reizempfänglich gemacht werden gegen stärker concentrirte Aepfelsäurelösungen, welche in reinem Wasser befindliche Samenfäden abstossen.

Wie gegen Licht, verhalten sich die einzelnen Zellkörper auch gegen chemische Stoffe sehr verschieden. Aepfelsäure, welche die Samenfäden von Farnen kräftig anlockt, erweist sich für Samenfäden der Laubmoose völlig wirkungslos. Für diese ist wieder Rohrzucker von 0,1 % ein Reizmittel. Samenfäden endlich von Lebermoosen, Characeen reagiren auf keinen von diesen Stoffen.

Eine 1 %ige Lösung von Fleischextract oder von Asparagin hat eine kräftig anziehende Wirkung auf Bacterium termo und Spirillum undula und manche andere einzellige Organismen. Schon nach 2 bis 5 Minuten hat sich ein förmlicher Pfropf von Bakterien an der Mündung eines Capillarröhrchens angesammelt, das in einen bakterienhaltigen Wassertropfen geschoben wird.

Wegen des ungleichen Verhaltens der Zellkörper gegen chemische Reize lässt sich die von Pfeffer ausgebildete und verschiedenartig zu modificirende Methode nicht nur zum Einfangen entsprechend empfindlicher Organismen, sondern auch zur Trennung einzelner Arten in Gemischen verwenden, ähnlich wie der Galvanotropismus und Heliotropismus. Mit Lockmitteln versehene Glasröhrchen lassen sich in Flüssigkeiten getaucht als Bakterienfalle und Infusorienfalle benutzen.

Ferner ergiebt sich aus den mitgetheilten Experimenten, dass chemisch besonders empfindliche Organismen gewissermaassen als Reagentien benutzt werden können, um die Gegenwart von Stoffen, die als Reiz wirken,

nachzuweisen. So sind nach Engelmann (IV. 7) gewisse Spaltpilze ein ausgezeichnetes Reagens für Sauerstoff, indem schon der trillionste Theil eines Milligramms genügt, um sie anzulocken.

Nicht alle Stoffe, die anlockend wirken, haben einen Nährwerth für die Organismen oder sind ihnen unschädlich; manche führen sogar alsbald zur Vernichtung der angelockten Organismen, wie salicylsaures Natron, salpetersaures Strychnin oder Morphium. Indessen haben die meisten Stoffe, die schädlich auf den Protoplasmakörper einwirken, auch eine abstossende Wirkung auf denselben, so die meisten sauren und alkalischen Lösungen. Citronensäure und Natriumcarbonat wirken schon in 0,2 % Concentration deutlich abstossend.

Im Allgemeinen und unter der obigen Einschränkung lässt sich daher immerhin sagen, dass durch den positiven Chemotropismus die Organismen in den Stand gesetzt werden, ihnen zusagende Stoffe aufzusuchen, während sie in Folge des negativen Chemotropismus schädlichen Stoffen ausweichen.

Die Erscheinungen des Chemotropismus sind von grosser Bedeutung auch für das Verständniss vieler Vorgänge im Körper der Wirbelthiere und des Menschen. Auch hier giebt es Zellen, welche auf chemische Reize durch bestimmt gerichtete Bewegungen und Ortsveränderung reagiren. Es sind dies die weissen Blutkörperchen und die Lymphzellen (die Leukocyten oder Wanderzellen).

Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten ist durch Versuche von Leber (IV. 17a und b), Massart und Bordet (IV. 20, 21), Steinhaus (IV. 36), Gabritschevsky (IV. 10) und Buchner (IV. 2) festgestellt worden. Wenn man nach dem Verfahren von Pfeffer feine Capillarröhrchen mit einer kleinen Menge „entzündungserregender Substanz" füllt und in die vordere Augenkammer oder in den Lymphsack des Frosches einführt, so füllen sich dieselben in kurzer Zeit mit einer beträchtlichen Menge von Lymphkörperchen, während Röhrchen mit destillirtem Wasser nicht die gleiche Wirkung äussern. In das Unterhautbindegewebe gebracht, rufen die Röhrchen Auswanderung der Leukocyten (Diapedesis) aus den nächst angrenzenden Capillargefässen und unter Umständen Eiterbildung hervor.

Unter den entzündungserregenden Substanzen stehen in erster Reihe obenan viele Mikroorganismen und ihre Stoffwechselproducte. So erwies sich bei den Versuchen von Leber namentlich ein Extract von Staphylococcus pyogenes sehr wirksam. Dadurch greift die Lehre vom Chemotropismus in die Lehre der durch pathogene Mikroorganismen erzeugten Krankheiten bedeutungsvoll ein. Erst durch genaue Kenntniss des ersteren werden viele wechselvolle Erscheinungen, welche uns das Studium der Infectionskrankheiten darbietet, verständlich gemacht.

Es kann nun wohl von vornherein keinem Zweifel unterliegen, dass wenn die Leukocyten überhaupt durch chemische, von Mikroorganismen erzeugten Substanzen in einen Reizzustand versetzt werden können, dies nach ähnlichen Gesetzen wird geschehen müssen, wie sie für die Zelle im Allgemeinen haben festgestellt werden können. Positiver und negativer Chemotropismus, Reizschwelle, Veränderung der Reizschwelle durch gleichmässige Vertheilung des Reizmittels, Reiznachwirkung werden auch auf diesem Gebiete in Betracht kommen.

So gestaltet sich denn die Beziehung der Leukocyten zu den hier wirkenden Substanzen zu einem complicirten Prozess, der je nach den vorliegenden Bedingungen sehr verschieden ausfallen kann. Denn die von den Mikroorganismen ausgeschiedenen Stoffwechselproducte werden je nach ihrer Natur und je nach ihrer Concentration bald eine anziehende, bald eine abstossende Reizwirkung ausüben müssen. Ausserdem aber wird die Einwirkung sich noch verändern, wenn die Stoffwechselproducte der Mikroorganismen sich nicht nur am Ort ihrer Entstehung in den erkrankten Gewebspartieen vorfinden und von da aus die Leukocyten reizen, sondern auch noch im Blutstrom selbst in gleichmässiger Vertheilung enthalten sind. Dann werden, wie es bei dem Beispiel mit den Samenfäden und der Aepfelsäure der Fall war (Seite 97, 98), die im Blut gleichmässig vertheilten bakteriellen Stoffwechselproducte die Reactionsweise der Leukocyten gegen die am Orte der Erkrankung angehäuften Stoffwechselproducte modificiren. Hierbei muss das relative Verhältniss der hier und dort vorhandenen wirksamen Substanz den Ausschlag geben.

Die zahlreichen Möglichkeiten lassen sich unter zwei Hauptfälle gruppiren.

Erster Fall. Im Blut und in den erkrankten Gewebspartieen sind die Stoffwechselproducte in gleicher oder nahezu gleicher Menge vorhanden. Da es hier zu keiner Reizschwelle kommt, können die Leukocyten selbstverständlicher Weise nicht mehr nach dem Orte der Erkrankung auswandern.

Zweiter Fall. Die an beiden Orten angehäufte Substanz ist von ungleicher Concentration, und zwar stehen beide Concentrationen in einem solchen Verhältniss zu einander, dass sich daraus eine für die Leukocyten wirksame Reizschwelle ergibt. Hier können 2 Unterfälle eintreten. Entweder befindet sich die höhere Concentration am Erkrankungsherd oder in den Blutgefässen. Nur im ersteren Fall werden sich die Leukocyten am Erkrankungsherd ansammeln.

Durch Berücksichtigung dieser Verhältnisse scheinen sich mir viele interessante Erscheinungen erklären zu lassen, welche durch französische Forscher, Roger, Charrin, Bouchard (IV. 1 b) etc. bei ihren verschiedenartigen Experimenten mit den Stoffwechselproducten des Bacillus pyocyaneus, des Milzbrandbacillus etc. und durch Koch bei seiner Tuberculintherapie beobachtet worden sind. Ich habe einen solchen Erklärungsversuch unternommen in einer kleinen, gemeinverständlichen Schrift: „Ueber die physiologische Grundlage der Tuberculinwirkung, eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselproducte" (IV. 13) und verweise ich hiermit auf dieselbe betreffs der einzelnen zu erklärenden Krankheitserscheinungen und physiologischen Experimente.

Literatur. IV.

1a) **Claude Bernard.** *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux.*
1b) **Bouchard.** *Théorie de l'infection. Verhandl. des X. intern. med. Congresses zu Berlin. Bd. I. 1891.*
2) **Buchner.** *Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berliner klinische Wochenschrift. 1890.*
3) **Brücke.** *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikan. Chamaeleons. Denkschr. d. math. naturw. Classe der Akad. d. Wissensch. Bd. IV. 1854.*
4) **Bunge.** *Vitalismus und Mechanismus.*
5a) **De Bary.** *Vorlesungen über Bacterien. 1885.*
5b) **Dehnecke.** *Einige Beobachtungen über den Einfluss der Praeparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Flora 1881.*
6a) **Engelmann.** *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Archiv. Bd. II. 1869.*
6b) *Derselbe. Ueber Reizung contractilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Archiv. Bd. XIX.*
7) *Derselbe. Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher u. thierischer Organismen. Pflügers Archiv. Bd. XXV.*
8) *Derselbe. Ueber Licht- u. Farbenperception niederster Organismen. Pflügers Archiv. Bd. XXIX. 1882.*
9) *Derselbe. Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes Pflügers Archiv. Bd. XXX.*
10) **Gabritchevsky.** *Sur les propriétés chimiotactiques des leukocytes. Annales de l'Institut de Pasteur. 1890.*
11) **Richard Hertwig.** *Erythropsis agilis, eine neue Protozoe. Morph. Jahrb. Bd. X.*
12a) **Oscar** u. **Richard Hertwig.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. 1887.*
12b) *Dieselben. Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. 1890.*
13) **Oscar Hertwig.** *Ueber die physiologische Grundlage der Tuberculinwirkung. Eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselproducte. Jena 1891.*
14) **Klebs.** *Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. II. pag. 489.*
15) **W. Kühne.** *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. 1864.*
16) **Künstler.** *Les yeux des infusoires flagellifères. Journ. Micr. Paris. 10. Jahrgang.*
17a) **Leber.** *Ueber die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Fortschritte der Medicin. 1888. p. 460.*
17b) *Derselbe. Die Entstehung der Entzündung u. die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Leipzig 1891.*
18) **J. Loeb.** *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.*
19) *Derselbe. Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere. Pflügers Archiv. Bd. XLVII. 1890.*
20) **J. Massart** u. **Bordet.** *Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition des cellules et dans l'inflammation. Journal de la soc. R. des sciences médicales et naturelles de Bruxelles. 1890.*
21) *Dieselben. Annales de l'institut Pasteur. 1891.*
22) **Metschnikoff.** *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. 1892.*
23) **W. Pfeffer.** *Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. I. 1881.*
24) *Derselbe. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen. Bd. I.*
25) *Derselbe. Zur Kenntnis der Contactreize. Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. I. 1885.*
26) *Derselbe. Ueber chemotactische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen. Bd. II.*
27) **George Pouchet.** *D'un œil véritable chez les Protozoaires. C. R. soc. Biol. No. 36.*
28) *Derselbe. Du role des nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journ. de l'anat. et de la phys. 1872.*
29) *Derselbe. Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. Journ. de l'anat. et de la phys. Bd. X. 1874.*
30) **F. A. Pouchet.** *Sur la mutabilité de la coloration des reinettes et sur la structure de leur peau. Compt. rend. T. 26.*

31) **Rawitz.** *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1891.*
32a) **Sachs.** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.*
32b) *Derselbe. Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. Lehrb. der Botanik.*
33) **Seidlitz.** *Beiträge zur Descendenztheorie. Leipzig 1876.*
34) **Stahl.** *Ueber den Einfluss von Richtung u. Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung. 1880.*
35) *Derselbe. Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung. 1884.*
36) **Steinhaus.** *Die Aetiologie der acuten Eiterungen. Leipzig 1889.*
37) **Strasburger.** *Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen. Jena 1878.*
38) **Velten.** *Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegungen. Flora 1876.*
39) **Verworn.** *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Archiv. Bd. XLV u. XLVI.*
40) *Derselbe. Psycho-physiologische Protisten-Studien. Jena 1889.*

FÜNFTES CAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

III. Stoffwechsel und formative Thätigkeit.

Allgemeine Charakteristik.

Die lebende Zelle besitzt ihren eigenen Stoffwechsel, sie nimmt Nahrungssubstanzen auf, verändert sie, führt einige Bestandtheile derselben ihrem Körper zu, während sie andere wieder nach Aussen abgiebt; sie gleicht einem kleinen, chemischen Laboratorium, indem fast fortwährend die verschiedenartigsten chemischen Processe in ihr vor sich gehen, durch welche auf der einen Seite hochmoleculare Stoffe von complicirter Zusammensetzung gebildet, auf der anderen Seite wieder zerstört werden. Die lebendige Substanz befindet sich, um so mehr, je intensiver der Process des Lebens ist, in einer beständigen Selbstzersetzung und einer mit ihr Schritt haltenden Neubildung. In dem Chemismus der Zelle sind daher zwei Hauptphänomene auseinander zu halten, die Phänomene der regressiven und der progressiven Stoffmetamorphose oder wie Claude Bernard (IV. 1a) sich ausdrückt, les phénomènes de destruction et de création organique, de décomposition et de composition.

Bei ihrer Zerstörung wird die lebendige Substanz vermöge Selbstzersetzung durch eine Reihe meist unbekannter Zwischenstufen in einfachere chemische Verbindungen übergeführt. Kohlensäure und Wasser sind die einfachsten Endproducte dieser Zerstörung. Bei ihr wird Spannkraft (potentielle Energie) in lebendige Kraft (kinetische Energie) umgewandelt. Intramoleculare Wärme wird frei und bildet die lebendige Kraft, die zur Hervorbringung der Arbeitsleistungen des Zellkörpers die Vorbedingung ist.

Wie ausserordentlich gross die Zersetzbarkeit der Lebenssubstanzen ist, geht schon daraus hervor, dass der geringste Anstoss oft genügend ist, grosse Umsetzungen und Arbeitsleistungen in den Zellkörpern hervorzurufen. „Sind es nicht, bemerkt Pflüger (V. 25, 26), wahrhaft verschwindend kleine lebendige Kräfte, die in einem Lichtstrahl wirkend, die gewaltigsten Wirkungen in der Retina und dem Gehirn hervorrufen? Wie ganz minimal sind die lebendigen Kräfte der Nerven, wie ganz

wunderbar klein die Mengen gewisser Gifte, die ein grosses lebendiges Thier total vernichten."

Bei der Neubildung lebender Substanz oder der progressiven Metamorphose werden zum Ersatz des Verbrauchten neue Stoffe von aussen aufgenommen, dem Körper einverleibt und in neue chemische Verbindungen übergeführt, bei welchen Arbeitsleistungen wieder Wärme in mehr oder minder hohem Grade gebunden und in Spannkraft umgewandelt wird. Die wieder gebundene Wärme kann theils von der bei den Zersetzungsprocessen frei werdenden intramolecularen Wärme herrühren, theils rührt sie her, wie der Hauptsache nach in den Pflanzen, von der belebenden Wärme der Sonnenstrahlen, durch welche der Organismenwelt ein grosses Quantum lebendiger Kraft zugeführt und im Protoplasmakörper in Spannkraft umgesetzt wird. Die von aussen aufgenommenen Substanzen und die der Sonne entströmende Wärme stellen das Betriebsmaterial und die Betriebskraft dar, durch welche der in Wechsel von Selbstzersetzung und Selbstneubildung sich abspielende Lebensprocess in letzter Instanz unterhalten wird.

Nach der Definition von Pflüger ist „der Lebensprocess die intramoleculare Wärme höchst zersetzbarer und durch Dissociation — wesentlich unter Bildung von Kohlensäure und Wasser und amidartigen Körpern — sich zersetzender, in Zellsubstanz gebildeter Eiweissmolecüle, welche sich fortwährend regeneriren und auch durch Polymerisirung wachsen."

Trotz grosser Verschiedenartigkeit des Stoffwechsels in den einzelnen Organismen giebt es doch eine Reihe von fundamentalen Processen, welche der gesammten organischen Natur gemeinsam sind und sich im niedrigsten, einzelligen Wesen ebenso abspielen, wie im Körper der Pflanzen und Thiere. Wie in den Bewegungen und Reizerscheinungen, offenbart sich auch in diesen fundamentalen Processen des Stoffwechsels die Einheit der ganzen organischen Natur.

Insofern fallen sie auch in das Bereich der allgemeinen Anatomie und Physiologie der Zelle. Eine Uebereinstimmung macht sich namentlich in folgenden 3 Punkten geltend:

1) Jede Zelle, sei es von Pflanze oder Thier, athmet, das heisst, sie nimmt aus ihrer Umgebung Sauerstoff nach Bedürfniss auf und verbrennt mit Hülfe desselben Kohlenhydrate und Eiweisssubstanzen ihres eigenen Körpers, bei welchem Verbrennungsprocess als letzte Endproducte Kohlensäure und Wasser gebildet werden.

2) In beiden organischen Reichen treten in grosser Zahl entsprechende Substanzen im Stoffwechsel auf, wie Pepsin, Diastase, Myosin, Xanthin, Sarcin, Zucker, Inosit, Dextrin, Glycogen, Milchsäure, Ameisensäure, Essig- und Buttersäure.

3) In beiden Reichen sind manche Processe, durch welche complicirte chemische Verbindungen dargestellt werden, identisch oder wenigstens sehr ähnlich und unterscheiden sich wesentlich von den Verfahren, durch welche der Chemiker im Stande ist, eine Anzahl organischer Verbindungen auf synthetischem Wege darzustellen. Beim Chemismus der Zelle sowohl der Pflanzen wie der Thiere spielen Fermente eine grosse Rolle, Diastase, Pepsin, Trypsin etc. Darunter versteht man organische Stoffe, welche in der lebenden Zelle erzeugt, in ausserordentlich geringer Menge eine grosse chemische Wirkung entfalten und ohne

selbst in nennenswerthem Maasse dabei verbraucht zu werden, hier Kohlenhydrate, dort Eiweisskörper in charakteristischer Weise chemisch verändern können.

„Le chimisme du laboratoire est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que le chimistre a créés, et le chimisme de l'être vivant est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que l'organisme a créés." (Claude Bernard IV. 1 a.)

Im Folgenden werden wir die einzelnen Erscheinungen des Stoffwechsels besonders von morphologischer Seite näher betrachten, ohne dabei in die meist sehr verwickelten und grossen Theils noch unbekannten chemischen Processe näher einzugehen. Wir können im Verlauf des Stoffwechsels 3 Stadien unterscheiden, die Stoffaufnahme, die im Innern des Protoplasma erfolgende Stoffumsetzung und die Stoffabgabe. Das erste und letzte dieser Stadien wollen wir gemeinsam, alsdann das zweite für sich allein besprechen.

I. Die Stoffaufnahme und Stoffabgabe der Zelle.

Alle Zellen nehmen sowohl Gase, als auch Stoffe in flüssigem oder gelöstem und daher diffusionsfähigem Zustand in sich auf, manche Zellen endlich benutzen als Nahrung auch Körper von festem Aggregatzustand. Die 3 Reihen von Erscheinungen verlangen eine gesonderte Besprechung.

1) Die Aufnahme und Abgabe gasförmiger Stoffe.

In gasförmigem Zustand können die verschiedenartigsten Stoffe vom Protoplasma aufgenommen werden. (Sauerstoff, Stickstoff, Wasserstoff, Kohlensäure, Kohlen- und Stickoxyd, Ammoniak-, Chloroform-, Aetherdämpfe und dergleichen mehr.)

Von allgemeiner Bedeutung für den Stoffwechsel ist indessen nur die Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure, besonders von dem ersteren.

Ohne Aufnahme von Sauerstoff, welchen Vorgang man die Athmung nennt, kein Leben! Sauerstoffathmung ist mit wenigen Ausnahmen (anaërobe Bakterien etc.) eine Fundamentaleigenschaft der gesammten organischen Natur; sie ist für die Stoffwechselprocesse, auf denen das Leben beruht und bei denen oxydative Spaltung hochmolecularer Verbindungen die lebendigen Kräfte liefern muss, unbedingt nothwendig. Sauerstoffmangel bringt in der Regel sehr rasch die Functionen der Zelle, die Reizbarkeit, die Bewegungsfähigkeit etc. zum Stillstand; schliesslich führt er mit Nothwendigkeit den Tod herbei.

Eine scheinbare Ausnahme von dem fundamentalen Process der Athmung scheinen die Gährungsorganismen, die Spalt- und Sprosspilze, zu liefern. Denn sie können bei vollständigem Abschlusse von Sauerstoff in einer geeigneten Nährflüssigkeit wachsen und sich vermehren. In diesem Fall wird der für die Oxydationsvorgänge im Protoplasma erforderliche Sauerstoff und die Betriebskraft für den Lebensprocess durch Zerlegung von Gährmaterial gewonnen. Ebenso leben Darmparasiten in einer ziemlich sauerstofffreien Umgebung durch Spaltung von Verbindungen des ihnen im Ueberschuss gebotenen Nahrungsbreies. (Bunge V. 2.)

Welche Rolle spielt der Sauerstoff bei seiner Aufnahme in die Zelle?

Früher glaubte man, dass der Sauerstoff auf die lebende Materie direct oxydirend einwirke, dass er, wie man sich bildlich ausdrückte, einen Verbrennungsprocess im Körper hervorrufe, durch welchen Wärme geliefert werde. Der Vorgang ist jedenfalls ein complicirterer, wobei die Kräfte, welche zur Bindung des Sauerstoffs führen, von der lebenden Substanz selbst ausgehen. In dem Protoplasma, diesem Gemisch eigenthümlicher Eiweisskörper und ihrer Derivate, in welchem ausserdem noch Fette und Kohlenhydrate als Einlagerungen enthalten sind, finden, durch geringfügige Einwirkungen veranlasst, beständig moleculare Umlagerungen und Umgruppirungen von Atomen, unter diesen auch Zersetzungen und Dissociationen, statt. „Hierbei entwickeln sich in vielen Spaltproducten fortdauernd auch Affinitäten zum freien Sauerstoff (oxydative Spaltung) und ziehen ihn auf diese Weise in den Stoffwechsel mit hinein." (Pflüger V. 25, 26.) So entstehen bei der Athmung auf Kosten der organischen Substanz sauerstoffreichere Verbindungen und durch fortgesetzte Spaltung und Oxydation derselben schliesslich Kohlensäure und Wasser, die wichtigsten Endproducte des unter Sauerstoffathmung einhergehenden Zersetzungsprozesses der lebenden Substanz.

Es gilt dies für jede thierische, für jede pflanzliche Zelle.

Wenn man Pflanzenzellen, in denen das Protoplasma lebhaft strömt (Staubfadenhaare der Tradescantia, Zellen von Characeen), in einen Tropfen reinen Olivenöls legt, so verlangsamt sich bald in Folge des behinderten Zutritts von Sauerstoff die Bewegung und hört bald ganz auf. Dasselbe tritt ein, wenn Pflanzenzellen in eine Atmosphäre gebracht werden, die ausschliesslich aus Kohlensäure, aus Wasserstoff oder aus einem Gemisch von beiden besteht. Zunächst sind nur die Functionen des Protoplasma aufgehoben; wird nach Entfernung des Olivenöls oder der Kohlensäure oder des Wasserstoffs wieder reine Luft zugeleitet, so kehrt nach einer Periode der Erholung allmählich wieder Reizbarkeit und Bewegung zurück. Bei längerer Entziehung des Sauerstoffs aber folgt der Lähmung der Functionen schliesslich der Tod des Protoplasmas unter Trübung, Gerinnung und Zerfall.

Ebenso athmet jede thierische Zelle. Wenn ein bebrütetes Hühnerei in den Anfangsstadien seiner Entwicklung, wo es aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt ist, in eine Kohlensäure-Atmosphäre gebracht wird, oder wenn man die poröse Kalkschale mit Oel durchtränkt, so dass ein Gasaustausch zwischen Keim und Luft nicht mehr stattfinden kann, so stirbt es in wenigen Stunden ab.

Der bei dem Menschen durch die Lungen aufgenommene Sauerstoff dient dazu, um das Sauerstoffbedürfniss aller in den verschiedenen Geweben unseres Körpers enthaltenen Zellen zu befriedigen. Letzteren Vorgang bezeichnet man in der Thierphysiologie im Gegensatz zur Aufnahme des Sauerstoffs oder der Lungenathmung als innere Athmung.

Im ganzen Organismenreich ist der Athmungsprocess mit Kohlensäureabgabe und mit Wärmebildung verbunden. Es ist dies ein einfach chemisches Gesetz: „Wie bei jeder andern Verbrennung von Kohlenstoff und Wasserstoff zu Kohlensäure und Wasser muss auch bei der Athmung ein bestimmtes Quantum von Wärmebewegung erzeugt werden" (Sachs IV. 32a). Eben so gut wie die thierischen, athmen daher auch die pflanzlichen Zellen Kohlensäure aus und bilden Wärme.

Bei Pflanzen ist die Wärmebildung am leichtesten an lebhaft wachsenden Theilen nachzuweisen, an keimenden Samen, besonders deutlich aber an den Blüthenkolben der Aroideen. Letztere können sich zuweilen bis 15° C. über die Temperatur der Umgebung erwärmen.

Bei der Athmung regulirt die lebende Zelle selber die Grösse ihres Sauerstoffverbrauches. Derselbe wird einfach bedingt durch das Maass ihrer functionellen Thätigkeit, die mit einer entsprechend grossen Zersetzung organischer Substanz einhergeht. Eine unbefruchtete Eizelle athmet sehr geringe Quantitäten von Sauerstoff ein, desgleichen ein ruhender Pflanzensamen; wenn aber die Eizelle befruchtet wird und der Zellentheilungsprocess in lebhaftem Gange ist, oder wenn der Pflanzensamen keimt, dann wächst die Sauerstoffaufnahme. Sie ist eine Function des in Lebensthätigkeit begriffenen Protoplasmas (Sachs). Hieraus erklärt sich auch leicht die Erscheinung, dass die Sauerstoffaufnahme in die lebende Zelle „innerhalb weiter Grenzen vollkommen unabhängig von dem Partialdruck des neutralen Sauerstoffs ist". (Pflüger.)

Um das Capitel der Athmung abzuschliessen, ist noch auf eine wichtige Erscheinung einzugehen. Auch bei Abwesenheit von Sauerstoff können die Zellen bald kürzere, bald längere Zeit Kohlensäure ausathmen und Wärme erzeugen. Keimpflanzen in ein Torricelli'sches Vacuum gebracht, fahren fort Kohlensäure auszuhauchen, in den ersten Stunden wie normal, dann in allmählich geringer werdender Quantität.

Frösche lassen sich nach den Versuchen von Pflüger in dem sauerstofffreien und mit Stickstoff gefüllten Raum einer Glasglocke viele Stunden am Leben erhalten, in welcher Zeit eine ziemlich beträchtliche Quantität von Kohlensäure ausgeathmet wird.

Beide Versuche lehren, dass in der Zelle eine Zeit lang auch ohne unmittelbaren Zutritt von Sauerstoff bloss durch Zersetzung organischer Substanz Kohlenstoff- und Sauerstoffatome zur Bildung von Kohlensäure zusammentreten können.

Man bezeichnet diesen Vorgang als intramoleculare Athmung. So lange dieselbe anhält, lebt die Zelle und bleibt, wenn auch mit stetig abnehmender Energie, reizbar und functionsfähig, indem sie einen Theil des Sauerstoffs, der in ihren eigenen Substanzen gebunden ist, als Betriebskraft gebraucht. Bei länger fortgesetzter Entziehung des Sauerstoffs tritt aber immer der Tod ein.

Auch aus den Erscheinungen der intramolecularen Athmung lässt sich der schon oben aufgestellte Satz begründen: „dass nicht der von aussen eindringende Sauerstoff den ersten Anstoss zu den chemischen Vorgängen der Athmung giebt, dass vielmehr innerhalb des Protoplasmas zunächst und primär eine Zersetzung des Eiweissmoleküles stattfindet, welche mit Kohlensäurebildung endigt, dass aber durch den von Aussen her zutretenden Sauerstoff eine restitutio in integrum stattfindet".

Zu der Gährung, durch welche Gährungserreger auch ohne Sauerstoffzutritt wachsen und sich vermehren und Kohlensäure produciren, bietet die intramoleculare Athmung Vergleichspunkte dar, auf welche besonders Pfeffer (V. 22) aufmerksam gemacht hat.

Während die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure Anfang und Ende einer Reihe complicirter Processe bezeichnen,

welche hauptsächlich der regressiven Metamorphose oder der Zerstörung organischer Substanz angehören, bietet uns die Aufnahme und Verarbeitung der Kohlensäure in der Zelle einen Einblick in den entgegengesetzten Process, in den Process der progressiven Metamorphose oder der Erzeugung organischer Substanz. Im Unterschied zur Athmung nennt man diesen Vorgang Assimilation.

Sauerstoffathmung und Assimilation von Kohlensäure treten in jeder Beziehung in Gegensatz zu einander. Jene ist eine fast dem ganzen Organismenreich angehörige, fundamentale Erscheinung, diese dagegen zeigt sich nur auf das Pflanzenreich beschränkt, und auch hier ist sie keine Eigenschaft aller, sondern nur solcher Zellen, die in ihrem Protoplasma Blattgrün oder Blattgelb (Chlorophyll oder Xanthophyll) enthalten. Sauerstoffathmung führt zu oxydativen Zersetzungsprocessen, Kohlensäureassimilation dagegen zur Reduction der Kohlensäure und zur Synthese hochmolecularer, organischer Substanzen. Es sind dies Kohlenhydrate, namentlich Stärke, welche sich in Form kleiner Körnchen in den grünen Pflanzentheilen (Chlorophyllkörnern und Chlorophyllbändern) abgelagert findet.

Bei der Assimilation der Kohlensäure sind die einzelnen Phasen der in der Pflanzenzelle stattfindenden, synthetischen Processe noch in Dunkel gehüllt. Nur so viel lässt sich sagen: Kohlensäure und Wasser bilden das Ausgangsmaterial für die Synthese; dabei entsteht durch Reduction von Kohlensäure und Wasser Sauerstoff und wird als Gas reichlich abgeschieden. Der Process findet im Protoplasma nur bei Gegenwart von Chlorophyll statt, ausser welchem auch noch andere chemische Körper betheiligt sein können. Endlich kann die Kohlensäureassimilation nur im Licht vor sich gehen. Denn um den Sauerstoff aus der Kohlensäure und dem Wassermolecül frei zu machen, ist Wärme nothwendig. Auch hierin stehen sich Kohlensäureassimilation und Sauerstoffathmung gegenüber; hier wird durch Oxydation, die ein Verbrennungsprocess ist, Wärme erzeugt und lebendige Kraft frei gemacht, dort wird zu der Reduction der Kohlensäure Wärme verbraucht und als Spannkraft in den Assimilationsproducten gebunden. Die für diesen Process erforderliche Wärme liefert das Sonnenlicht.

Wenn man eine Wasserpflanze in kohlensäurehaltiges Wasser bringt und in die Sonne stellt, so sieht man alsbald zahlreiche kleine Luftblasen aufsteigen, die, unter einer Glocke gesammelt, bei einer chemischen Analyse zeigen, dass sie hauptsächlich aus Sauerstoff bestehen. Der Abscheidung des Sauerstoffes entsprechend, wird gleichzeitig aus dem Wasser Kohlensäure aufgenommen und zu Kohlenhydraten verarbeitet. Wie hierbei das lebendige, auf Licht empfindliche Protoplasma den Chlorophyllapparat in die zur Richtung und Stärke des Lichtes günstigste Lage zu bringen vermag, wurde schon in einem früheren Capitel (Seite 84) auseinandergesetzt.

Der Vorgang der Assimilation ist im Lichte ein so lebhafter, dass daneben die Sauerstoffathmung und Kohlensäureabgabe, welche zur Unterhaltung des Lebensprocesses absolut nothwendig ist, vollständig in den Hintergrund tritt und daher auch in früherer Zeit ganz übersehen wurde. Dagegen stellen Pflanzen, die in's Dunkle gebracht werden, sofort die Sauerstoffabscheidung und nicht minder auch die Kohlensäureaufnahme ein, fahren aber im Dunkeln nach wie vor, ebenso wie belichtete Pflanzen,

zu athmen fort. Das Gas, das jetzt freilich in viel geringerer Quantität als in obigem Versuch ausgeschieden wird, ist Kohlensäure.

Auf einen interessanten Unterschied, der zwischen Sauerstoffathmung und Kohlensäureassimilation bei den Pflanzen besteht, hat Claude Bernard (IV. 1 a) hingewiesen. Er hat Wasserpflanzen durch Chloroform oder Aether in Narcose versetzt und gefunden, dass sie jetzt im Sonnenlicht keinen Sauerstoff mehr ausscheiden. Wie in der Narcose die Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit des Protoplasma, so wird in derselben auch die Chlorophyllfunction, die Fähigkeit, auf synthetischem Wege aus Kohlensäure und Wasser Stärke zu bilden, absolut aufgehoben. Dieselbe kehrt wieder, wenn die Pflanze in reines Wasser zurückgebracht wird. Noch bemerkenswerther aber ist bei diesem Versuch, dass während der Narcose die Athmung unter Abscheidung von Kohlensäure weiter vor sich geht. Dieser Unterschied ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Sauerstoffathmung und die mit ihr verbundene Zersetzung zum ganzen Lebensprocess in einem viel innigeren Zusammenhang stehen und daher erst mit dem Leben der Zelle ganz erlöschen. Ehe aber durch Narcose der Tod der Zelle herbeigeführt wird, werden schon längere Zeit zuvor die Functionen der Zelle gelähmt, unter ihnen auch die Chlorophyllfunction.

2) Die Aufnahme und Abgabe flüssiger Stoffe.

Die meisten Substanzen, welche dem Stoffwechsel dienen, werden von den Organismen in gelöstem Zustand aufgenommen. Einzellige und Wasserpflanzen beziehen dieselben aus der ihnen zum Aufenthalt dienenden Flüssigkeit, die Landpflanzen mit Hülfe ihrer Wurzeln aus dem von Wasser durchtränktem Boden. Die Zellen der höheren Thiere ernähren sich durch Aufnahme gelöster Substanzen aus Flüssigkeitsmedien, die bei ihnen freilich erst in Hohlräumen ihres eigenen Körpers durch complicirte Einrichtungen gewonnen werden müssen. Diese Flüssigkeitsmedien sind der Chymusbrei des Darmkanals, das Blut, der Chylus und die Lymphe. Sie spielen für die thierischen Zellen dieselbe Rolle, wie Wasser und Bodenfeuchtigkeit mit den in ihnen gelösten Substanzen für niedere Organismen und für Pflanzen.

Gegenüber veralteten Anschauungen der Physiologie, nach denen die hauptsächlichen Stoffwechselprocesse in die Säfte des Körpers verlegt wurden, kann nicht scharf genug der Satz hervorgehoben werden: Die Zellen sind die Herde der Stoff-Aufnahme, Abgabe und Umsetzung. Die Säfte haben nur die Aufgabe, den Zellen das Nahrungsmaterial in gelöster Form darzubieten und die Zerfallsproducte des Stoffwechsels wieder abzuführen.

Zwischen den Zellen und dem sie umspülenden Medium bestehen die complicirtesten Wechselbeziehungen physikalischer und chemischer Art. Ihre Erforschung gehört zu den schwierigsten Aufgaben, auf die hier nur zum kleinsten Theil eingegangen werden kann.

Jede Zelle ist in ihrer ganzen Organisation an das umgebende Medium auf das genaueste angepasst. Irgendwie erhebliche Veränderungen in der Concentration oder Zusammensetzung desselben führen ihren Tod herbei, doch können in manchen Fällen grössere Veränderungen auch dauernd ertragen werden, vorausgesetzt, dass die verschiedenen Zustände allmählich und in längerer Zeit in einander übergehen, wo-

durch es den Zellen möglich gemacht wird, sich in ihrer Organisation für die anderen Bedingungen einzurichten.

Wie schon im Capitel der chemischen Reize (Seite 91) erwähnt wurde, können Süsswasseramöben an einen Aufenthalt in Salzwasser gewöhnt werden. Meerthiere können sich einer niederen und höheren Concentration im Salzgehalt anpassen. Wahrscheinlich besteht die Anpassung darin, dass ein Ausgleich zwischen der im Protoplasmakörper eingeschlossenen Flüssigkeit und der Umgebung stattfindet. Daher führen plötzliche Veränderungen zum sofortigen Tod unter Verquellung oder Schrumpfung und Gerinnung des Protoplasma.

Da bei den Wirbelthieren sich die vom Gewebssaft umspülten Zellen unter so ausserordentlich künstlichen Bedingungen befinden, ist es schwierig, kleine Gewebstheile nach ihrer Abtrennung vom übrigen Körper auch nur kürzere Zeit am Leben zu erhalten. Denn auch die Gewebssäfte verändern sich fast sofort, wenn sie vom lebenden Körper getrennt werden. Daher können zur Untersuchung der Gewebe im Zustand des Ueberlebens Blutserum, Augenwasser, Fruchtwasser, Jodserum oder künstlich zusammengesetzte ähnliche Gemische nur als einigermaassen indifferente Zusatzflüssigkeiten dienen; einen Ersatz für die natürlichen Bedingungen bieten sie selbstverständlicher Weise keineswegs.

Wenn man genauer das Verhältniss untersucht, in welchem die Zelle zu der sie umspülenden Flüssigkeit steht, muss man sich in erster Linie vor der Vorstellung hüten, als ob die erstere von der letzteren einfach durchtränkt werde. Eine solche Vorstellung würde eine durchaus verfehlte sein. Im Gegentheil stellt jede Zelle eine in sich abgeschlossene Einheit dar, welche aus dem Flüssigkeitsgemisch einige Stoffe bald mehr, andere bald minder reichlich in ihr Inneres aufnimmt, andere auch ganz abweist. Verschiedene Zellen können sich in allen diesen Beziehungen sehr ungleich verhalten; mit einem Wort, die Zellen treffen unter den ihnen dargebotenen Stoffen gewissermaassen eine Auswahl.

Ein solches oft sehr verschiedenartiges Wahlvermögen ist sehr leicht nachzuweisen:

Unter den niedersten einzelligen Organismen bilden sich einige ein Skelet aus Kieselsäure, andere aus kohlensaurem Kalk. Gegen beide Stoffe, die in geringen Mengen im Wasser gelöst vorkommen, zeigen sie demnach ein ganz entgegengesetztes Wahlvermögen, das in der Bildung der Kreide und der aus Kieselschalen bestehenden Erdschichten zu einem grossartigen Gesammtresultat geführt hat. Ebenso nehmen die Zellen verschiedener Pflanzen, die in demselben Wasser unter gleichen Bedingungen nebeneinander gedeihen, sehr verschiedene Salze und in ungleichen Mengen in sich auf. Man kann die hier vorkommenden, relativen Verhältnisse leicht berechnen, wenn man die Pflanzen trocknet, verbrennt und die Gesammtasche in Procenten der Trockensubstanz und die einzelnen Aschenbestandtheile wieder in Procenten der Reinasche ausdrückt.

So führte die Aschenuntersuchung von Fucusarten, die an der Westküste von Schottland gesammelt wurden, zu folgenden Ergebnissen, welche Pfeffer (V. 23) in seiner Pflanzenphysiologie tabellarisch zusammengestellt hat:

	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
Reinasche %	13,89	14,51	13,89	18,64
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe_2O_3	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

Ueberhaupt lehren Meerespflanzen am besten, in wie ungleichem Maasse sie aus dem Gemenge von Salzen, das ihnen das Meerwasser bietet, das ihnen zum Leben Nothwendige entnehmen. Denn vom Kochsalz, das etwa zu 3 % gelöst ist, speichern die Zellen nur wenig in sich auf, dagegen relativ viel grössere Mengen von Kalium-, Magnesium- und Calciumsalzen, die im Meerwasser nur in Spuren vorhanden sind. Und ebenso gestalten sich sehr verschieden die Aschenanalysen der auf demselben Boden nebeneinander gedeihenden Landpflanzen.

Zu demselben Ergebniss führt die Stoffwechseluntersuchung des thierischen Körpers. Nur bestimmte Zellen haben die Neigung, sich der Kalksalze zu bemächtigen, die in kaum nachweisbaren Mengen in der Säftemasse des Körpers enthalten sind, und sie im Knochengewebe aufzuspeichern, bestimmte Zellgruppen des Nierengewebes bemächtigen sich der im Blutstrom circulirenden, zur Harnbildung dienenden Stoffe, andere Zellen des Körpers wieder stapeln Fette in sich auf u. s. w.

Die Factoren, die bei der Aufnahme und Nichtaufnahme von Stoffen mitsprechen, entziehen sich zur Zeit fast ganz unserer Beurtheilung. Doch ist jedenfalls der Nutzen, den ein Stoff für den Haushalt der Zelle bietet, durchaus nicht immer das Entscheidende. Zellen bemächtigen sich auch direct schädlicher oder vollkommen nutzloser Stoffe. In dieser Beziehung ist die sehr verschiedenartige Aufnahme der Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen sehr lehrreich. (Pfeffer V. 22 b.)

Während Lösungen von Methylenblau, Methylviolett, Cyanin, Bismarkbraun, Fuchsin, Safranin aufgenommen werden, ist dies nicht der Fall mit Lösungen von Nigrosin, Anilinblau, Methylblau, Eosin, Congoroth etc. Ueber Aufnahme oder Nichtaufnahme kann, nach der Angabe von Pfeffer, welcher eingehende Studien hierüber angestellt hat, nur die empirische Erfahrung entscheiden.

Wie mit der Aufnahme, verhält es sich auch mit der Abgabe von Stoffen. Diese wird gleichfalls von den besonderen Eigenschaften des lebenden Zellkörpers bestimmt. Die roth- oder blaugefärbten Zellen der Blumenblätter einer phanerogamen Blüthe lassen die in ihnen eingeschlossene, concentrirte Farbstofflösung, solange sie lebensfrisch sind, nicht in das umgebende Wasser diffundiren. Sowie indessen die Zelle abgetödtet wird, beginnt der Farbstoff durch die Zellwand durchzutreten.

Um alle diese complicirten Verhältnisse wirklich zu verstehen, würde eine erschöpfende Kenntniss der Chemie und Physik der Zellen erforderlich sein. Denn was ich oben als ihr Wahlvermögen bezeichnet

habe, wird sich in letzter Instanz zurückführen lassen auf die chemischen Affinitäten der zahlreichen Stoffe, die in den Zellkörpern vorkommen und während der Stoffwechselprocesse vorübergehend gebildet werden. Es wird sich hier ebenso verhalten wie mit der Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure, die auch nur erfolgen kann, wenn durch den Stoffwechselprocess chemische Affinitäten zu denselben frei werden. Daher denn im Dunkeln von der Pflanze keine Kohlensäure aufgenommen wird, die Aufnahme aber sofort erfolgt, wenn durch die Einwirkung der Sonnenstrahlen der zu ihrer Bindung erforderliche, chemische Process angeregt wird.

Auch die Aufnahme von Anilinfarben in die lebende Zelle lehrt Aehnliches. Aus sehr dünnen Lösungen von Methylenblau saugen Azolla, Spirogyra, Wurzelhaare von Lemna etc. allmählich so viel Farbstoff in sich auf, dass sie ein tiefblaues Colorit gewinnen, wie es etwa einer einprocentigen Lösung entspricht. Das Methylenblau färbt dabei das Protoplasma selbst nicht, sondern dringt nur durch dasselbe hindurch, um sich im Zellsaft in immer concentrirter werdender Lösung anzusammeln. In Folge dessen stirbt die Zelle selbst auch nicht ab, was der Fall sein würde, wenn das giftig wirkende Methylenblau sich in dem Protoplasma in solcher Concentration anhäufen würde. Die Aufspeicherung im Zellsaft aber wird dadurch hervorgerufen, dass in ihm sich Stoffe vorfinden, welche eine schwer diosmirende Verbindung mit der Anilinfarbe herstellen. Als einen solchen Stoff bezeichnet Pfeffer die in Pflanzenzellen häufig vorkommende Gerbsäure. Dieselbe geht mit den Anilinfarben Verbindungen ein, die bald unlöslich sind und daher im Zellsaft als Concremente ausgeschieden werden (Methylenblau, Methylviolett), bald mehr oder weniger löslich sind (Fuchsin, Methylorange, Tropäolin).

Auch Thiere bieten uns schöne Beispiele von Speicherung der Farbstoffe in lebenden Zellen dar. Befruchtete Seeigeleier erhalten in ganz mattgefärbten Lösungen von Methylenblau in kurzer Zeit ein mehr oder minder intensiv blaues Colorit. (Hertwig, IV. 12b.) Bei geringeren Graden der Speicherung schreitet der Furchungsprocess, wenn auch verlangsamt, doch in normaler Weise weiter und kann bis zur Bildung der Gastrula führen. Hier ist denn der Farbstoff besonders in den Entodermzellen angehäuft, was den Schluss erlaubt, dass durch Dottermaterialien die Speicherung herbeigeführt wird. Lebende Frosch- und Tritonlarven werden nach 5—8 Tagen in einer dünnen Lösung von Methylenblau sehr stark gebläut. In diesem Falle ist der Farbstoff an die Granula der Zellen gebunden. (Oscar Schultze, V. 44.) Nach tagelangem Aufenthalt in reinem Wasser tritt allmählich wieder Entfärbung ein. Wenn Indigcarmin einem Säugethier direct ins Blut eingespritzt wird, so wird es bald sowohl von den Leberzellen, als von den Epithelien der gewundenen Harnkanälchen aufgenommen und dann weiter dort in die Gallencapillaren, hier in die Harnkanälchen abgeschieden. (Heidenhain, V. 42). Methylenblau ins Blut gespritzt geht mit der Substanz der Nervenfibrillen eine Bindung ein und verleiht ihnen ein dunkelblaues Colorit. (Ehrlich, V. 41.) Krappfarbstoff wird in der Grundsubstanz des Knochengewebes gespeichert.

Abgesehen von den chemischen Affinitäten, welche zwischen den im Zellkörper und den ausserhalb desselben befindlichen Stofftheilchen bestehen, sind die physikalischen Vorgänge der Osmose für das Verständniss der Stoffaufnahme und -Abgabe von der grössten Bedeutung.

Hier ist die grössere oder geringere Durchlässigkeit der Zellhaut zu beachten, in den Fällen, wo eine solche vorhanden ist. Dieselbe ist in der Regel für alle gelösten Substanzen viel durchlässiger als der Protoplasmakörper selbst. Letzterer schliesst sich nach Aussen (vergleiche Seite 13) durch eine Hautschicht ab, welche Pfeffer bei der Osmose die Hauptrolle spielen lässt. Soll nun ein gelöster Körper in das Protoplasma aufgenommen werden, so muss er zunächst in die Hautschicht imbibirt werden, das heisst, seine Moleküle müssen sich zwischen die Plasmatheilchen derselben einlagern und von hier dann weiter in das Innere abgegeben werden. Ein gelöster Körper kann aber auch dann, wenn er selbst nicht imbibirt wird, noch eine osmotische Wirkung in der Weise hervorrufen, dass er auf das in der Zelle enthaltene Wasser eine Anziehung ausübt und so einen nach aussen gerichteten Wasserstrom hervorruft. „Das Wesen der Osmose beruht also darin, dass gleichzeitig zwei Körper nach entgegengesetzter Richtung eine Membran durchwandern, und von einem endosmotischen Aequivalent (ein Ausdruck für die Relation dieses Austausches, auf welchen vielfach zu viel Gewicht gelegt wurde) kann in jenem Fall nicht die Rede sein, in welchem nur Wasser durch eine Membran diosmirt" (Pfeffer V. 23).

Bei der Zartheit und Kleinheit der thierischen Zellen stossen osmotische Untersuchungen auf grosse Schwierigkeiten. Der Gegenstand ist daher mehr von Seiten der Botaniker bei den weit geeigneteren, pflanzlichen Zellen untersucht und besonders durch folgende Experimente gefördert worden:

Wenn man Pflanzenzellen, die einen grossen Saftraum enthalten, in eine 5—20procentige Lösung von einem geeigneten Salz oder von Zucker oder Glycose bringt (Fig. 59), so verkleinern sich dieselben etwas, indem

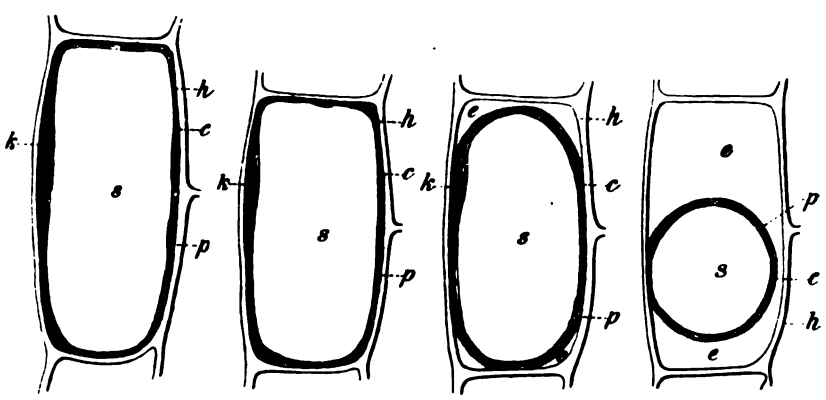


Fig. 59. Nr. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blüthenstiels von Cephalaria leucantha. Nr. 2. Dieselbe Zelle in vierprocentiger Salpeterlösung. Nr. 3. Dieselbe Zelle in sechsprocentiger Lösung. Nr. 4. Dieselbe Zelle in zehnprocentiger Lösung. Nr. 1 u. 4 nach der Natur, Nr. 2 u. 3 schematisch. Alle im optischen Längsschnitt. *h* Zellhaut. *p* Protoplasmatischer Wandbeleg. *k* Zellkern. *c* Chlorophyllkörner. *s* Zellsaft. *e* Eingedrungene Salzlösung. Nach DE VRIES (V. 36).

Wasser von Innen nach Aussen abgegeben wird; darauf hebt sich, wenn die Wasserentziehung weiter fortgeht, der Protoplasmaschlauch von der Cellulosehaut ab, die selbst vermöge ihrer grösseren Festigkeit nicht weiter zusammenschrumpfen kann (de Vries V. 36).

Die Salz- oder Zuckerlösung ist also jetzt durch die Cellulosehaut hindurchgetreten und fährt fort, dem Protoplasmaschlauch weiter Wasser zu entziehen. Derselbe schrumpft daher je nach der Concentration der Zusatzflüssigkeit auf einen immer kleineren Raum zusammen. Der in ihm eingeschlossene Saft wird dem entsprechend concentrirter. Trotz dieser unter dem Namen der Plasmolyse zusammengefassten Veränderungen kann der Protoplasmakörper wochenlang am Leben bleiben und das Strömungsphänomen zeigen; er kann sich selbst mit einer neuen Zellhaut umgeben, verharrt aber in dem collabirten Zustand.

Aus dem Verlauf der Plasmolyse kann man zwei Schlüsse ziehen: einmal, dass die Cellulosehaut für die angewandten Salzlösungen durchlässig ist, zweitens, „dass nennenswerthe Mengen des gelösten Salzes durch die Plasmamembran nicht diosmiren, denn ein solches Eindringen in den Protoplasmakörper oder in den Zellsaft würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Stoffe im Innern der Plasmamembran und damit eine Volumzunahme des Protoplasmakörpers zur Folge haben" (Pfeffer).

Wenn die durch Plasmolyse schlaff gewordenen Zellen wieder vorsichtig in reines Wasser übertragen werden, so tritt jetzt der umgekehrte Process ein. Die in der Cellulosemembran eingeschlossene Zuckerlösung diffundirt in das Wasser. In Folge dessen dehnt sich der Protoplasmaschlauch aus, weil jetzt der in ihm enthaltene Zellsaft an osmotisch wirksamen Stoffen reicher als seine Umgebung ist und so eine entgegengesetzte Wasserströmung verursacht. Die Ausdehnung schreitet allmählich durch Wasseraufnahme so weit fort, bis sich der Protoplasmaschlauch wieder an die Cellulosemembran fest angelegt hat, und bis sich schliesslich auch die ganze Zelle wieder zur ursprünglichen Grösse gestreckt hat.

Andere Experimente haben gelehrt, dass der im Innern der Pflanzenzelle eingeschlossene Saft unter einem nicht unerheblichen, oft mehrere Atmosphären betragenden Druck steht. Derselbe bewirkt den natürlichen Turgor oder die Turgescenz von Pflanzentheilen. Er wird dadurch hervorgerufen, dass im Zellsaft osmotisch sehr wirksame Substanzen enthalten sind, wie Salpeter, Pflanzensäuren und ihre Kalisalze, welche auf Wasser eine kräftige Anziehung ausüben (Pfeffer V. 23, de Vries V. 36).

Somit lässt sich der den Zellsaft umschliessende Protoplasmaschlauch einer dünnwandigen, sehr dehnbaren Blase vergleichen, die mit einer concentrirten Salzlösung gefüllt ist. Wird eine solche Blase in reines Wasser gelegt, so muss die Salzlösung Wasser anziehen und so einen Strom hervorrufen, der zur Folge hat, dass die Blase unter dem steigenden Druck ihres sich durch Anziehung vergrössernden Inhalts anschwillt und ihre Wand immer mehr verdünnt wird. Die Dehnung der Blase findet erst ihr Ende, wenn äussere und innere Flüssigkeit sich in osmotischem Gleichgewicht befinden. So müsste auch der Protoplasmaschlauch vieler Pflanzenzellen durch den von innen wirkenden Druck (Turgor) mächtig ausgedehnt werden, wenn dieser Dehnung durch die weniger nachgiebige Cellulosemembran keine Schranke gesetzt würde.

Es könnte nun freilich ein Gleichgewichtszustand zwischen Zellsaft und umgebender Flüssigkeit hergestellt werden, wenn aus der Zelle die osmotisch wirksamen Stoffe in das Wasser diffundiren würden, wodurch die Ursache für den inneren Druck entfernt worden wäre. Dies wird aber ebenfalls durch die Eigenschaften der lebenden Plasmamembran verhindert. Wie dieselbe darüber entscheidet, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, so besitzt sie auf der andern Seite auch, wie schon oben erwähnt und an einem Beispiel gezeigt wurde, die wichtige

Eigenschaft, im Zellsaft gelöste Stoffe zurückzuhalten, welche ohne diese Eigenschaft vom umspülenden Wasser ausgewaschen werden müssten (Pfeffer V. 23).

Dass der Zellsaft in der That unter einem höheren Druck steht, bei Wasserpflanzen zum Beispiel unter einem höheren Druck als das umgebende Wasser, davon kann man sich durch einfache Experimente leicht überzeugen, wie Nägeli (V. 16) angegeben hat. Wenn in einer Spirogyra eine Zelle durch einen Schnitt geöffnet wird, so dass ihr Inhalt zum Theil ausfliesst, so werden die Querwände der beiden angrenzenden Zellen nach dem Hohlraum des verletzten Gliedes vorgewölbt. Der Druck in den unverletzten Zellen muss daher jetzt grösser sein, als in der angeschnittenen Zelle, in welcher der Druck in Folge der Verletzung auf die Spannung des umgebenden Wassers herabgesunken ist.

3) Die Aufnahme fester Körper.

Zellen, die von keiner besonderen Membran umschlossen sind oder in ihrer Membran Oeffnungen besitzen, sind auch im Stande, feste Körper in ihr Protoplasma aufzunehmen und zu verdauen. Rhizopoden fangen andere kleine, einzellige Organismen ein, die mit ihren im Wasser weit ausgestreckten Pseudopodien in Berührung kommen (Fig. 10, 60). Die

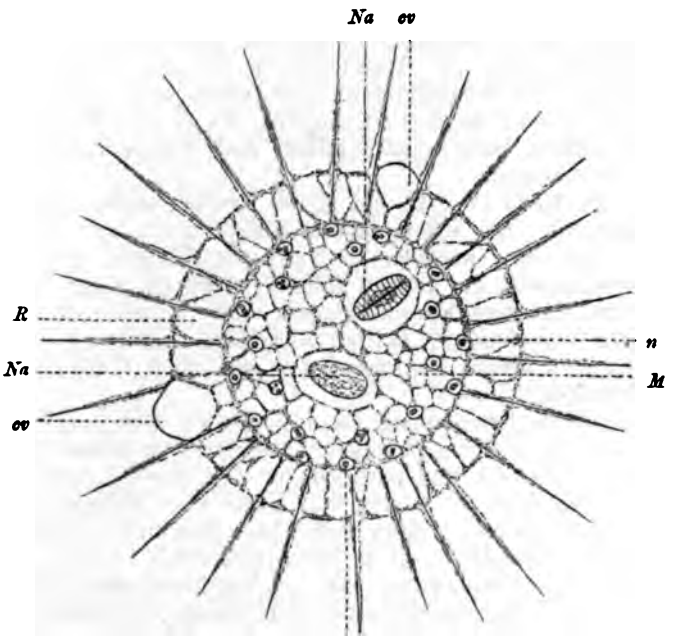


Fig. 60. Actinosphärium Eichhorni. Nach R. Hertwig, Zoologie Fig. 117. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit contractilen Vacuolen (*cv*), *Na* Nahrungskörper.

Pseudopodien, die den Fremdkörper erfasst haben, legen sich um denselben zusammen, verkürzen sich und ziehen ihn so allmählich in die Hauptmasse des Protoplasma hinein, wo die brauchbaren Substanzen verdaut werden, während unverdauliche Reste, wie Skeletbildungen etc.

nach einiger Zeit wieder nach Aussen hervorgestossen werden. Auch feste Substanzen, die keinen Nährwerth besitzen, werden aufgenommen. Wenn man Karmin- oder Zinnoberkörnchen in das Wasser bringt, so bemächtigen sich die Rhizopoden derselben so gierig, dass nach wenigen Stunden der ganze Körper von ihnen dicht erfüllt ist.

Infusorien (Fig. 50) fressen Flagellaten, einzellige Algen und Bakterien und bringen dieselben durch eine als Zellmund bezeichnete Oeffnung in ihrer Cuticula in das Körnerplasma hinein. Hier bildet sich um jeden Fremdkörper eine mit Flüssigkeit gefüllte Vacuole aus, in welcher die Verdauung vor sich geht.

In ähnlicher Weise wie einzellige Organismen, fressen auch manche Gewebszellen der Metazoen feste, ihnen dargebotene Substanzen auf und verdauen sie.

Die intracellulare Verdauung, wie sie Metschnikoff (V. 12) genannt hat, ist bei wirbellosen Thieren weit verbreitet und lässt sich am besten durch Fütterungsversuche mit leicht kenntlichen Substanzen, Farbstoffkörnchen, Milchkügelchen, Pilzsporen etc. feststellen. Bei einigen Cölenteraten nehmen sowohl Ectoderm- als Entodermzellen fremde Körper auf. Die Tentakelenden von Actinien können sich mit Carminkörnchen beladen. Solche findet man auch bei Actinienlarven nach vorgenommener Fütterung im ganzen Entoderm vertheilt.

Die meiste Beachtung aber wegen ihrer Fähigkeit, feste Körper aufzunehmen und zu verdauen, verdienen die weissen Blutkörperchen, die Lymphzellen und die Wanderzellen des Mesoderms sowohl bei Wirbellosen als bei Wirbelthieren. Die wichtige Thatsache ist zuerst durch Haeckel (V. 4a) festgestellt worden. Als er eine Molluske (Tethys) mit Indigo injicirte, fand er nach kurzer Zeit Indigokörnchen im Innern von Blutkörperchen auf.

Metschnikoff (V. 12) hat diese Erscheinungen sehr eingehend weiter untersucht. Bei einer andern Molluskenart, der durchsichtigen Phyllirhoë, fand er, nachdem pulverisirtes Carmin unter die Haut gespritzt worden war, die kleinen Körnchen von einzelnen Wanderzellen gefressen; um grössere Karminklumpen aber hatten sich immer viele Wanderzellen eingefunden, hüllten dieselben ringsum ein und waren unter einander zu einem Plasmodium oder einer vielkernigen Riesenzelle verschmolzen.

Von derselben Erscheinung kann man sich auch bei Wirbelthieren leicht überzeugen, wenn man einem Frosch in den dorsalen Lymphsack etwas Carmin einspritzt und nach einiger Zeit einen Lymphtropfen entnimmt und mikroskopisch untersucht. Unter dem Mikroskop lässt sich der Vorgang des Fressens direct verfolgen. Man muss dann etwas Carminpulver oder etwas Milch einem frisch entleerten Tropfen von Lymphe oder Blut unter Beobachtung einiger Vorsichtsmaassregeln zusetzen. Handelt es sich um ein Präparat von einem Säugethier oder vom Menschen, so muss man dasselbe auf dem heizbaren Objecttisch von Max Schultze vorsichtig bis auf 30—35 Grad Celsius erwärmen (V. 43). Indem jetzt die weissen Blutzellen amöboide Bewegungen auszuführen beginnen, ergreifen sie mit ihren Scheinfüsschen die Farbstoffkörnchen oder Milchkügelchen, mit denen sie in Berührung kommen, und ziehen dieselben in ihren Körper hinein. Sie sind daher von Metschnikoff als Phagocyten, und der ganze Vorgang ist von ihm als Phagocytose bezeichnet worden.

Die Fähigkeit der amöboiden Elemente des thierischen

Körpers, feste Substanzen aufzunehmen, ist von einer sehr hohen physiologischen Bedeutung; denn hierin besitzt der Organismus ein Mittel, um aus seinen Geweben ihm fremdartige und schädliche, geformte Theile zu entfernen. Es giebt besonders drei verschiedene, theils normale, theils pathologische Zustände des Körpers, in welchen die Phagocyten ihre Thätigkeit entfalten.

Erstens kommt es im Laufe der Entwicklung bei vielen Wirbellosen und auch bei Wirbelthieren vor, dass einzelne Larvenorgane ihre Bedeutung verlieren und unter Verfettung zu Grunde gehen. So schwinden einzelne Theile bei der Metamorphose der Echinodermenlarven und der Nemertinen; so wandelt sich die Kaulquappe in den jungen Frosch um, indem sie ihren ansehnlich entwickelten Ruderschwanz verliert. In allen diesen Fällen erleiden die Zellen in den zur Rückbildung bestimmten Organen eine fettige Metamorphose, sterben ab und zerfallen. Währenddem haben sich in der Nachbarschaft schon reichlich Wanderzellen oder Phagocyten eingefunden, welche die Gewebstrümmer zu verschlingen und zu verdauen anfangen, wie man bei durchsichtigen Meerthieren während des Lebens genau verfolgen kann.

Zweitens besorgen die Phagocyten, ähnlich wie in den normalen Vorgängen der Entwicklung, auch die Resorption abgestorbener und in Zerfall befindlicher Theile, überall wo solche aus normalen oder pathologischen Ursachen im Körper entstehen. Rothe Blutkörperchen zerfallen, wenn sie eine zeitlang im Blutstrom gekreist haben. Im Milzblut hat man ihre Trümmer im Körper von weissen Blutkörperchen aufgefunden, die auch hier ihre Aufgabe, das Abgestorbene zu entfernen, erfüllen. Wenn in Folge einer Verletzung sich ein Bluterguss in das Gewebe bildet, und Tausende von Blutkörperchen und Elementartheilen zu Grunde gehen, dann machen sich auch wieder die Wanderzellen an die Arbeit und vermitteln die Resorption und Heilung.

Fig. 61. Ein Leukocyt des Frosches, in dem ein Bakterium eingeschlossen ist und verdaut wird. Das Bakterium durch Vesuvin gefärbt. Die beiden Figuren repräsentiren zwei Stadien der Bewegung ein und derselben Zelle. Nach METSCHNIKOFF Fig. 54.

Drittens endlich bilden die Phagocyten bei Infectionskrankheiten eine Schutztruppe des Körpers, um der Verbreitung von Mikroorganismen im Blut und in den Geweben entgegenzuwirken.

Es ist ein grosses Verdienst von Metschnikoff, auf diesen Gegenstand die Aufmerksamkeit gelenkt zu haben (V. 13—15, IV. 22). Es gelang ihm, zu zeigen, dass bei Erysipel die Coccen, bei Rückfalltyphus die Spirillen, bei Milzbrand die Bacillen von Wanderzellen gefressen und dadurch unschädlich gemacht werden (Fig. 61). Die gefressenen Mikroorganismen, deren Zahl in einer Zelle oft 10—20 betragen kann, zeigen nach einiger Zeit deutlich erkennbare Spuren der Auflösung. Befinden sich die Mikroorganismen im Blut, so findet ihre Vernichtung

vorzugsweise in der Milz, der Leber und in dem rothen Knochenmark statt. Ist ihre Ansiedelung an einer Stelle im Gewebe erfolgt, so sucht sich der Körper der Eindringlinge dadurch zu entledigen, dass in Folge der reactiven Entzündung zahlreiche Wanderzellen auf dem Platz erscheinen.

Zwischen Mikroorganismen und Phagocyten wird, wie sich Metschnikoff ausdrückt, ein lebhafter Kampf geführt, welcher zu Gunsten der einen oder anderen Partei entschieden wird, und je nachdem die Heilung oder den Tod des von der Infection betroffenen Thieres herbeiführt.

Die Fähigkeit der Wanderzellen, bestimmte Arten von Mikroorganismen zu vernichten, scheint bei einzelnen Thieren eine sehr verschiedene zu sein und auch sonst noch von den verschiedensten Bedingungen abzuhängen; so spielen namentlich die chemischen Reizwirkungen eine Rolle, welche schon auf Seite 99 besprochen worden sind. (Negativer und positiver Chemotropismus. Hertwig IV. 13). Hiermit scheint ferner die grössere oder geringere Immunität der Organismen gegen manche Infectionskrankheiten in Beziehung zu stehen. Hier ist ein Gebiet gegeben, auf welchem sich eine weite Perspective für das Verständniss und die Heilung der Infectionskrankheiten eröffnet.

II. Die Stoffumsetzung und die formative Thätigkeit der Zelle.

Die Gase, die flüssigen und die festen Substanzen, die in das Protoplasma durch Athmung und Ernährung aufgenommen werden, bilden das sehr verschiedenartige Rohmaterial, das in der chemischen Werkstatt der Zelle verarbeitet und in ausserordentlich zahlreiche Stoffe umgesetzt wird. Von diesen sind für Pflanze und Thier die wichtigsten: die Kohlenhydrate, Fette, Albuminate und die verschiedenartigsten Umbildungsproducte derselben.

Ihre Verwendung im Lebensprocess der Zelle ist gleichfalls eine sehr mannigfaltige. Theils dienen sie zum Ersatz der beim Lebensprocess sich zerstörenden Zellstoffe; sie sind das Material, welches beim Athmungsprocess durch den Sauerstoff verbrennt und die lebendigen Kräfte für die Arbeitsleistungen der Zelle liefert. Theils dienen sie zum Wachsthum und zur Vermehrung des Protoplasma, was für die Function der Fortpflanzung unentbehrlich ist. Theils werden die im chemischen Laboratorium neugebildeten Stoffe in irgend einer Form im Zellkörper für spätere Verwendung abgelagert, sie stellen also Reservestoffe dar. Endlich können sie in- oder ausserhalb der Zelle zur Erfüllung einer bestimmten Function im Zellenleben ausgeschieden werden.

So entstehen die namentlich im Thierreich sehr zahlreichen Stoffe, auf denen die gewebliche Differenzirung beruht: Drüsensecrete, die nach aussen entleert werden, Membranen und Intercellularsubstanzen von chemisch sehr verschiedener Zusammensetzung, Muskel- und Nervenfibrillen, die vermöge ihrer eigenartigen Organisation in besonderer Weise mit Contractilität und Reizleitung begabt sind. In letzterem Falle nimmt die chemische Arbeit der Zelle einen Charakter an, welchen Max Schultze als ihre formative Thätigkeit bezeichnet hat. Das Protoplasma benutzt das ihm zugeführte Rohmaterial, um aus ihm oft wunderbar zusammengesetzte Structuren herzustellen, die ihm zu besonderen Arbeitszwecken dienen

sollen. In dieser Thätigkeit erscheint uns die Zelle gewissermaassen als ein thätiger Baumeister, oder wie sich Haeckel (V. 4b) ausdrückt, als eine Plastide, als eine Bildnerin.

Die formative Thätigkeit der Zelle, oder besser gesagt, die Fähigkeit vom Protoplasmakörper differente Structuren zu erzeugen, ist von ausserordentlicher Bedeutung. Denn nur vermöge derselben kommt die reiche Vielgestaltigkeit der Elementartheile zu Stande, durch welche namentlich der Thierkörper seine hohe Vollendung erreicht; nur auf dieser Grundlage ist die ausserordentlich weit gediehene Arbeitstheilung der Zellen und die dadurch bedingte grössere Leistungsfähigkeit der Zellengemeinschaften herbeigeführt worden.

Das Capitel von der Stoffumsetzung der Zelle bietet also der Untersuchung zwei verschiedene Seiten dar, erstens eine chemische Seite, insofern es sich um die Entstehung der zahllosen, durch Vermittlung des Protoplasmas gebildeten Substanzen handelt, und zweitens eine mehr morphologische Seite, insofern im Protoplasma die von ihm differenten Substanzen dem Auge sichtbar zu machen sind, eine besondere Lage einnehmen, eine bestimmte Form und Structur besitzen und besonderen Entwicklungsgesetzen unterworfen sind.

Es ist eine Hauptaufgabe der biologischen Chemie der Zukunft, die einzelnen im Zellkörper vertheilten Stoffe der morphologischen Untersuchung durch Herstellung charakteristischer Farbstoffverbindungen zugänglich zu machen.

1) Zur Chemie des Stoffumsatzes.

Die chemischen Vorgänge in den Zellen, die zum grössten Theil noch in ein tiefes Dunkel gehüllt sind, können uns hier nur insoweit beschäftigen, als es sich um einige fundamentale Fragen handelt. Eine solche ist die Frage nach der Synthese der Kohlenhydrate, der Fette und Eiweisssubstanzen aus einfacheren Elementarstoffen.

Es besteht ein anscheinend tiefgreifender Gegensatz zwischen der chemischen Arbeit im Pflanzenreich und im Thierreich. Nur das mit Chlorophyll versehene Protoplasma der Pflanzenzellen besitzt die Fähigkeit, aus Kohlensäure und Wasser hochmoleculare, ternäre Verbindungen herzustellen; das nicht chlorophyllhaltige Protoplasma der Thiere und einzelner farbloser Pflanzentheile kann nur mit diesem Ausgangsmaterial weitere Synthesen vornehmen und unter diesen auch quaternäre Verbindungen liefern.

Welche chemischen Vorgänge sich im grünen Protoplasma unter Benutzung der lebendigen Kraft der Sonne unter Aufnahme von Kohlensäure und Wasser und unter Abspaltung von Sauerstoff abspielen, ist noch nicht zu beantworten. Das erste sichtbare Product der Assimilation ist die Stärke, eine Vorstufe derselben vielleicht Zucker. Dass dieser oder jene durch eine directe Synthese von Kohlenstoff und Wasser entsteht, ist kaum anzunehmen; wahrscheinlich bilden sich beim complicirten Process mannigfache Zwischenproducte. „Es ist sogar nicht unmöglich," wie Sachs (IV. 32a) bemerkt, „dass gewisse nähere Bestandtheile des grünen Plasmas selbst sich an dem Vorgang betheiligen, dass z. B. dabei Spaltungen und Substitutionen in den Molekülen des grünen Protoplasmas stattfinden. Diese Möglichkeit erhält einige Wahrscheinlichkeit durch die Wahrnehmung, dass in vielen (nicht allen) Fällen die Chlorophyll-

substanz, während die Stärkekörner in derselben wachsen, nach und nach immer mehr an Masse abnimmt, endlich ganz verschwindet."

Die vermöge der Chlorophyllfunction im Pflanzenkörper gewonnenen Kohlenhydrate (Stärke) bilden das Material, durch dessen Umsetzung im Protoplasma die fetten Oele der Pflanzen entstehen. Die ternären stickstofffreien, organischen Verbindungen geben ferner wieder die Grundlage für die Synthese von quaternären Eiweisssubstanzen ab und tragen so zur Ergänzung und Vermehrung des Protoplasma selbst bei. Doch müssen bei diesen Synthesen noch salpetersaure und schwefelsaure Salze hinzukommen, welche von den Pflanzen mit ihren Wurzeln aus dem Boden aufgenommen werden.

Dass aus solchen Mitteln Proteïnsubstanzen durch die lebende Zelle gebildet werden können, hat Pasteur experimentell sichergestellt, indem er niedere Spaltpilze wie Mycoderma aceti, Hefe etc. in künstlich zusammengestellten Nährlösungen cultivirte. So kann Mycoderma aceti sich auch im Dunkeln lebhaft vermehren, wenn nur wenige Zellen in eine Nährlösung gebracht werden, zusammengesetzt aus entsprechend verdünntem Alkohol oder Essigsäure, einem Ammoniaksalz, Phosphorsäure, Pottasche, Magnesia, Wasser. Durch chemische Zersetzung dieser Stoffe müssen die Pilzzellen, wenn sie sich auf ein Vielfaches vermehrt haben, ausser Cellulose und Fetten, auch Proteïnstoffe gebildet haben.

Indem vermöge ihrer Chlorophyllfunktion die Pflanze Kohlenhydrate erzeugt und diese wieder in Fette und Eiweisssubstanzen umsetzt, liefert sie die ternären und quaternären Verbindungen, welche der thierische Organismus zu seiner Ernährung bedarf und die er selbst sich nicht mit den einfachen Mitteln, wie die Pflanzen, zu bereiten vermag. Zwischen Pflanzen- und Thierreich besteht in Folge dessen ein Kreislauf des Lebens, in welchem beide eine gegensätzliche Stellung zu einander einnehmen und sich ergänzen. Der Gegensatz lässt sich in folgender Weise formuliren:

In der grünen Pflanzenzelle wird aus Kohlensäure und Wasser durch Synthese organische Substanz erzeugt und die lebendige Kraft, die ihr im Sonnenlicht zugeführt wird, in Spannkraft umgewandelt; die thierische Zelle dagegen benutzt als Nahrungsmaterial die im Pflanzenreich erzeugten ternären und quaternären Verbindungen und verbrennt sie zum grossen Theil durch Oxydation; sie wandelt die in den hochmolecularen Verbindungen angesammelten Spannkräfte wieder in lebendige Kraft um, indem sie Arbeit verrichtet und Wärme erzeugt. Die Pflanze nimmt während ihrer Chlorophyllfunction Kohlensäure auf und spaltet aus ihr Sauerstoff ab; das Thier athmet Sauerstoff ein und Kohlensäure wieder aus. Bei der Pflanze herrschen in den chemischen Processen die Reduction und Synthese, beim Thier die Oxydation, Verbrennung und Analyse vor.

Aus dem Gegensatz, welcher im Haushalt der Natur zwischen Pflanzenreich und Thierreich besteht, darf man nun aber nicht auf einen vollkommenen Gegensatz in den allgemeinen Lebenserscheinungen zwischen pflanzlicher und thierischer Zelle schliessen. Ein solcher existirt nicht. Tiefere Forschung deckt überall die Einheit in den fundamentalen Lebensprocessen der ganzen Organismenwelt auf. Der oben betonte Gegensatz rührt ja einfach nur daher, dass die Pflanzenzelle eine besondere, der thierischen Zelle fehlende Function, die Kohlensäure mit

Hülfe ihres Chlorophylls zu zersetzen, ausgebildet hat. Von dieser Chlorophyllfunction abgesehen, spielen sich viele für das Leben fundamentalen Stoffwechsel-Processe hier wie dort in übereinstimmender Weise im Protoplasma ab.

Bei Pflanzen wie Thieren muss das Protoplasma, um den Lebensprocess zu unterhalten, athmen, Sauerstoff aufnehmen, Wärme erzeugen, Kohlensäure abgeben. Hier wie dort geht Zerstörung und Neubildung von Protoplasma neben einander her, greifen Processe chemischer Analyse und Synthese in complicirter Weise ineinander.

Noch klarer wird das Verhältniss, wenn man berücksichtigt, dass in der Pflanze ein grosser Theil der Zellen, nämlich alle, welche des Chlorophylls entbehren, sich in einer ähnlichen Lage wie die thierischen Zellen befinden; auch diese müssen, da sie nicht assimiliren können, das Material zur Erhaltung des Lebensprocesses und zum Wachsthum und zur Vermehrung ihrer Substanz von den grünen Zellen beziehen. Derselbe Gegensatz, der im Haushalt der Natur zwischen Thier und Pflanze besteht, herrscht also in der Pflanze selbst zwischen den farblosen und den chlorophyllhaltigen Zellen.

In treffender Weise hat Claude Bernard (IV. 1a) das Verhältniss in folgenden Worten kurz zusammengefasst:

„Wenn in der Sprechweise der Mechaniker die Lebensphänomene, Neubildung und Zerstörung organischer Substanz, dem Heben und dem Fallen eines Gewichts verglichen werden können, dann werden wir sagen, dass Hebung und Fall sich in jeder lebenden Zelle vollziehen, sowohl in der thierischen als der pflanzlichen, aber mit dem Unterschied, dass das thierische Element sein Gewicht schon auf ein gewisses Niveau gehoben vorfindet und es daher weniger zu heben braucht, als es darauf wieder herabfällt. Das Umgekehrte findet bei der grünen Pflanzenzelle statt. Mit einem Wort, des deux versants, celui de la descente est prépondérant chez l'animal; celui de la montée chez le végétal" (Claude Bernard IV. 1a, Bd. II Seite 514).

Nachdem so die Bedeutung der Chlorophyllfunction in das rechte Licht gesetzt ist, sei noch auf wichtige Uebereinstimmungen hingewiesen, welche in dem Chemismus des Stoffwechsels zwischen thierischer und pflanzlicher Zelle bestehen.

Hier sei zunächst noch hervorgehoben, dass eine sehr grosse Anzahl von Stoffen der progressiven und regressiven Metamorphose dem Thier- und Pflanzenreich gemeinsam sind.

Aehnlich scheinen ferner die Mittel zu sein, mit denen sich einige sehr wichtige Processe in der thierischen und pflanzlichen Zelle vollziehen. Kohlenhydrate, Fette und Eiweissstoffe sind nicht in jedem Zustand geeignet, um im Laboratorium der Zelle direct verbraucht und in andere chemische Verbindungen übergeführt zu werden. Eine Vorbedingung ist, dass sie in eine lösliche und leicht diffundirende Modification umgewandelt werden. Dies geschieht zum Beispiel, wenn Stärke und Glycogen sich in Traubenzucker, Dextrose und Lävulose umsetzen, oder wenn Fette in Glycerin und Fettsäuren zerspalten, oder wenn Eiweissstoffe peptonisirt werden.

Sachs (IV. 32a) bezeichnet die oben genannten Modificationen der Kohlenhydrate, Fette und Eiweissstoffe als ihren activen Zustand im Gegensatz zum passiven Zustand, in welchem sie sich als feste Reservestoffe (Stärke, Oele,

Fette, Eiweisskrystalle, in den Zellen angesammelt finden oder vom Thier als Nahrung aufgenommen werden. Nur im activen Zustand können die plastischen Stoffe die verschiedenartigen Wanderungen, sowohl im pflanzlichen als auch im thierischen Körper vollziehen, durch welche sie nach den Orten ihrer vorübergehenden Aufbewahrung oder ihres jeweiligen Verbrauches gelangen.

Die Stärke zum Beispiel, die sich in unterirdischen Theilen, wie den Knollen, oder in den Samen ansammelt, ist an diesen Stellen nicht assimilirt worden. Ihre Ursprungsorte sind die assimilirenden, grünen Zellen. Von diesen sind sie durch Vermittelung aller dazwischenliegenden Zellgebilde oft auf weite Strecken nach den Knollen oder Samen hintransportirt worden. Da nun Stärkekörnchen die Zellhäute nicht passiren können, kann die Stoffwanderung nur im gelösten Zustand (Zucker) stattfinden, worauf am Ort der Aufbewahrung wieder die Rückbildung in die unlösliche Modification (Stärke) erfolgt. Wenn dann in der Knolle oder im Samen sich der Keim entwickelt, werden die passiven Reservestoffe von Neuem reactivirt und müssen im activen Zustand von Neuem eine Wanderung nach den Verbrauchsorten, den Zellen des sich entwickelnden Keims, durchmachen. Ebenso müssen beim Thiere die Kohlenhydrate, Fette und Eiweissstoffe, die als Nahrung in den Körper gelangen, löslich gemacht werden, damit sie an die Orte ihres Verbrauchs gelangen können, oder es müssen die zur Reserve im Fettgewebe abgelagerten Fette, wenn sie irgendwo im Körper zum Verbrauch dienen sollen, reactivirt werden.

In der thierischen und pflanzlichen Zelle scheint nun die so wichtige Ueberführung der Kohlenhydrate, Fette und Eiweisssubstanzen aus dem passiven in den activen Zustand in durchaus entsprechender Weise vor sich zu gehen durch Vermittelung sehr eigenthümlicher, chemischer Körper, die man als Fermente bezeichnet. Dieselben sind den Eiweisskörpern verwandt und wohl durch Umwandlung aus denselben entstanden; sie finden sich in der Zelle in sehr geringen Quantitäten, bringen aber trotzdem eine intensive chemische Wirkung hervor und leiten chemische Processe ein, bei denen sie selbst nicht wesentlich verändert werden. Die Fermentwirkung ist ein für die Chemie der Zelle ausserordentlich charakteristischer Vorgang. Es giebt Fermente für die Umwandlung der Kohlenhydrate, Fermente für die Umwandlung der Eiweissstoffe, Fermente für die Fettumsetzung.

Ueberall, wo in den Pflanzen Stärke löslich gemacht wird, geschieht es durch ein Ferment, die Diastase, welche sich aus keimenden Samen leicht gewinnen lässt. Ihre Wirksamkeit ist so gross, dass etwa 1 Gewichtstheil Diastase 2000 Gewichtstheile Stärke in kurzer Zeit in Zucker umwandeln kann. Ein anderes auf Kohlenhydrate wirkendes Ferment, das Invertin, kommt in Spalt- und Schimmelpilzen vor und spaltet Rohrzucker in Dextrose und Lävulose.

Der pflanzlichen Diastase entspricht beim Thier das Speichelferment (Ptyalin), welches Stärke in Dextrin und Traubenzucker verwandelt. Ebenso wird das nicht diffundirende Glycogen, welches man seiner Eigenschaft nach als thierisches Amylum bezeichnet hat, überall wo es vorkommt (Leber, Muskeln), durch ein saccharificirendes Ferment in Zucker umgesetzt, wenn es weitere Verwendung finden soll.

Eiweisskörper werden, um weiter verwerthbar zu

sein, peptonisirt. Im thierischen Körper geschieht dies hauptsächlich durch ein Ferment, das Pepsin, welches von den Zellen der Magensaftdrüsen geliefert wird. Eine geringe Menge von Pepsin löst bei Gegenwart von freier Salzsäure im Magen so gut wie bei Versuchen im Reagensröhrchen beträchtliche Mengen von geronnenem Eiweiss auf und versetzt es in einen Zustand, in welchem es durch Membranen hindurch diffundiren kann.

Auch in Pflanzenzellen sind peptonisirende Fermente nachgewiesen worden. Ein solches wird zum Beispiel von den fleischfressenden Pflanzen an den Organen, welche zum Einfangen von Insekten eingerichtet sind, als ein Verdauungssaft ausgeschieden, wie von den Drüsenhaaren der zusammenklappenden Blätter von Drosera; es werden auf diese Weise die kleinen Thierleichen zum Theil in Lösung übergeführt und von den Pflanzenzellen aufgenommen. Ein pepsinartiges Ferment hat sich auch in Keimpflanzen nachweisen lassen, wo es zur Peptonisirung der als Reservestoffe im Samen aufgespeicherten Proteïnkörper dient. Bekannt wegen seiner energischen Wirkung ist das peptonisirende Ferment aus dem Milchsaft von Carica papaya und anderen Caricaarten. Ein solches ist endlich auch im Körper der Myxomyceten durch Krukenberg entdeckt worden.

Bei der chemischen Umsetzung der Fette findet im thierischen Körper eine Zerspaltung derselben in Glycerin und Fettsäuren statt. Eine solche Wirkung übt namentlich der Bauchspeichel aus; Claude Bernard hat dieselbe auf ein vom Pankreas ausgeschiedenes, fettspaltendes Ferment zurückzuführen versucht. Auch bei der Keimung fetthaltiger Pflanzensamen soll eine Zerspaltung des Oels in Glycerin und Fettsäure durch Vermittelung von Fermenten erfolgen (Schützenberger).

Schon aus diesen wenigen Thatsachen lässt sich erkennen, dass auch der Stoffumsatz in der Zelle, so wenig bekannt uns derselbe zur Zeit noch ist, doch in wichtigen Zügen eine weitgehende Uebereinstimmung im gesammten Organismenreich zeigt.

Einer der dunkelsten Punkte beim Stoffumsatz in der Zelle ist die Rolle, welche das Protoplasma dabei spielt. Namentlich gilt dies für alle Vorgänge, welche oben als der formativen Thätigkeit der Zelle angehörig bezeichnet wurden. In welchem Verhältniss stehen zum Protoplasma die organisirten Producte desselben, wie die Membran, die Intercellularsubstanzen und so weiter?

Zwei ganz entgegengesetzte Ansichten finden hier in der Thier- und Pflanzenbiologie Vertretung. Nach der einen Ansicht entstehen die organisirten Substanzen durch Umwandlung des Protoplasma selbst, also durch chemische Umsetzungen oder Abspaltungen von Protoplasmamolekülen; nach der andern Ansicht dagegen bilden sie sich aus plastischen Stoffen, Kohlenhydraten, Fetten, peptonisirten Proteïnstoffen etc., welche in das Protoplasma beim Stoffwechsel aufgenommen, an die Verbrauchsstelle geschafft und in einem organisirten Zustande zur Abscheidung gebracht werden.

Am besten lässt sich der Gegensatz an einem Beispiel klar machen, als welches ich die Bildung der Cellulosemembran der Pflanzenzellen wählen will.

Nach einer Hypothese, welche unter anderem besonders von Strasburger (V. 31—33) vertreten wird, verwandelt sich das mikrosomen-

haltige Protoplasma direct in Celluloselamellen; die Cellulose geht als feste, organisirte Substanz unmittelbar aus dem Protoplasma hervor.

Nach einer anderen Hypothese sind stickstofffreie, plastische Stoffe, Glycose, Dextrin oder irgend ein anderes lösliches Kohlenhydrat das Material zur Bildung der Zellhaut. Dasselbe wird vom Protoplasma an die Verbrauchsstelle geschafft und hier in die unlösliche Modification, die Cellulose, umgewandelt. Da dieselbe bei ihrer Entstehung eine bestimmte Structur erhält, wird auch bei dieser Bildungsweise das Protoplasma in einer uns unbekannten Weise mitwirken müssen, was man mit dem Schlagwort „formative Thätigkeit" ausdrückt.

Nach der ersten Hypothese kann man die Cellulosehaut kurzweg als ein Umwandlungsproduct des Protoplasma, nach der zweiten als ein Abscheidungsproduct desselben bezeichnen.

Derselbe entgegengesetzte Standpunkt tritt uns bei der Frage der Bildung der Chitinhäute, der Knorpel- und Knochengrundsubstanz, der leimgebenden und gallertigen Substanz entgegen; er spielt sogar mehr oder minder in alle Auffassungen vom Stoffwechsel der Zelle hinein.

Claude Bernard (IV. 1a) hat dies Verhältniss mit den Worten charakterisirt: „Vom physiologischen Standpunkt liesse es sich vorstellen, dass im Organismus nur eine Synthese, die von Protoplasma, stattfindet, welches wachsen und sich entwickeln würde vermittelst aufgenommener Stoffe. Von diesem complicirten Körper, dem complicirtesten aller organisirten Körper, würden sich dann durch weitere Spaltung alle zusammengesetzten ternären und quaternären Verbindungen herleiten, deren Auftreten wir für gewöhnlich einer directen Synthese zuschreiben." So musste auch Sachs bei der Assimilation der Stärke die Möglichkeit offen lassen, welche er aber für weniger wahrscheinlich hält, dass bei diesem chemischen Process „Spaltungen und Substitutionen in den Molekülen des grünen Protoplasmas stattfinden".

Aus diesen Aeusserungen wird die Schwierigkeit der ganzen Frage erhellen, soweit es die in Betracht kommenden chemischen Processe betrifft.

Wenn es gestattet ist, aus analogen Verhältnissen Schlüsse zu ziehen, so muss ich der zweiten Hypothese, nach welcher das Protoplasma mehr indirect bei der Bildung der meisten Intercellularsubstanzen betheiligt ist, entschieden den Vorzug geben. Denn wenn manche Organismen sich eine Membran aus Kieselsäure oder aus kohlensaurem Kalk bilden, so macht schon die Natur dieses Materiales den Schluss unabweisbar, dass dasselbe nicht als feste organisirte Substanz unmittelbar aus dem Protoplasma hervorgegangen sein kann. Hier kann letzteres seiner ganzen chemischen Zusammensetzung nach nur eine vermittelnde Rolle gespielt haben, indem es die Stoffe aus der Umgebung ausgewählt, aufgenommen, an den Verbrauchsorten angehäuft und in bestimmter Form als feste Verbindung und wohl stets an ein organisches Substrat gebunden abgelagert hat.

Eine solche Vorstellung scheint mir auch für die Entstehung der Cellulosemembranen näher zu liegen, wenn man die leichte Umwandlungsfähigkeit der verschiedenen Kohlenhydrate in einander berücksichtigt, auf der andern Seite den complicirten chemischen Process in Betracht zieht, der jedenfalls bei Umwandlung von Protoplasma in Cellulose stattfinden müsste. Und selbst die Intercellularsubstanzen, die dem Protoplasma chemisch nahe stehen, wie Chondrin, Glutin etc., könnten unter dasselbe Bildungsgesetz fallen. Denn ausser den orga-

nisirten Proteïnstoffen, Protoplasma und Kernsubstanz, kommen in jeder Zelle auch zahlreiche, unorganisirte Proteïnstoffe als Bildungsmaterial meist in gelöstem Zustande vor, wie im Zellsaft der Pflanzenzellen, im Saft der Kerne, in Blut und Lymphe der Thiere. Anstatt dass bei der Entstehung stickstoffhaltiger Intercellularsubstanzen das Protoplasma der Zelle selbst direct angegriffen und aufgebraucht wird, könnten auch hier die unorganisirten Proteinstoffe bei der formativen Thätigkeit der Zelle in Verwendung kommen in derselben Weise, wie es oben für die Bildung der Cellulosemembran angenommen wurde.

In welcher Weise bei diesen Processen das Protoplasma die vermittelnde Rolle spielt, von der oben gesprochen wurde, entzieht sich zur Zeit, wie die Mehrzahl der biochemischen Vorgänge, unserer Kenntnissnahme. Die vermittelnde Rolle des Protoplasma könnte aber vielleicht darin bestehen, dass mit gewissen Stofftheilchen desselben (Plassome. Wiesner. V. 39) sich andere in Nährlösungen befindliche Stofftheilchen durch Molecularaddition verbinden und dadurch zu einem organisirten Product umgewandelt werden. So würden sich lösliche Kieselverbindungen mit organischen Substanzmolekülen zu einem Kieselskelet vereinigen; so würden sich Cellulosetheilchen aus löslichen Kohlenhydraten unter dem Einfluss von Substanztheilchen des Protoplasma bilden, sich mit letzteren molecular verbinden (wahrscheinlich dauernd, vielleicht aber auch nur vorübergehend) und so zu einer Zellhaut organisirt werden. Mit dieser Vorstellung lässt sich sehr gut die Beobachtung vereinbaren, dass an manchen Objecten frisch gebildete Celluloseschichten und das angrenzende Protoplasma continuirlich in einander übergehen.

2) Zur Morphologie des Stoffumsatzes. Die formative Thätigkeit der Zelle.

Die Substanzen, die beim Stoffwechsel der Zellen gebildet werden, fallen in das Bereich der morphologischen Untersuchung, soweit sie vom Protoplasma optisch unterscheidbar werden. Sie können in geformtem oder ungeformtem Zustand entweder im Innern des Protoplasmas selbst oder auf seiner Oberfläche zur Abscheidung kommen; je nachdem werden sie als innere oder äussere Plasmaproducte unterschieden. Doch ist, wie so oft bei biologischen Eintheilungen, nicht immer eine scharfe Grenze zwischen beiden Gruppen zu ziehen.

a) Die inneren Plasmaproducte.

In Wasser gelöste Substanzen können sich in grösseren und kleineren Tropfen im Protoplasma abscheiden und dadurch Höhlungen oder Vacuolen hervorrufen. Sie spielen namentlich in der Morphologie der Pflanzen eine grosse Rolle. Wie schon früher im Einzelnen genauer beschrieben (Seite 28), kann sich eine Pflanzenzelle (Fig. 62) durch Saftabscheidung in sehr kurzer Zeit um mehr als das 100fache vergrössern. Auf der summirten Wirkung zahlreicher, derartiger Zellen beruht das beträchtliche Wachsthum, welches im Frühjahr die einzelnen Pflanzenorgane zeigen.

Der Gehalt an fester Substanz kann in einem sehr wasserreichen Pflanzentheil schliesslich nur 5 % oder sogar nur 2 % betragen.

Der Zellsaft ist nun aber nicht bloss Wasser, sondern eine sehr

zusammengesetzte Nährlösung, in welcher Pflanzensäuren und ihre Salze, Salpeter- und phosphorsaure Salze, Zucker, in geringer Menge auch gelöste Proteïnstoffe etc. enthalten sind. Zwischen Protoplasma und Saft wird daher ein beständiger Stoffwechsel stattfinden, indem jener bald Substanzen zum Verbrauch aus dieser Quelle bezieht, bald andere Substanzen wieder an dieselbe abgiebt. Indem der Saft eine concentrirte Lösung osmotisch wirksamer Substanzen darstellt, übt er auf Wasser eine kräftig anziehende Wirkung und auf die ihn umgebenden Hüllen einen oft bedeutenden inneren Druck aus, so dass sie in einem prallen Zustand, der schon früher (Seite 114) als Turgor besprochen wurde, erhalten werden.

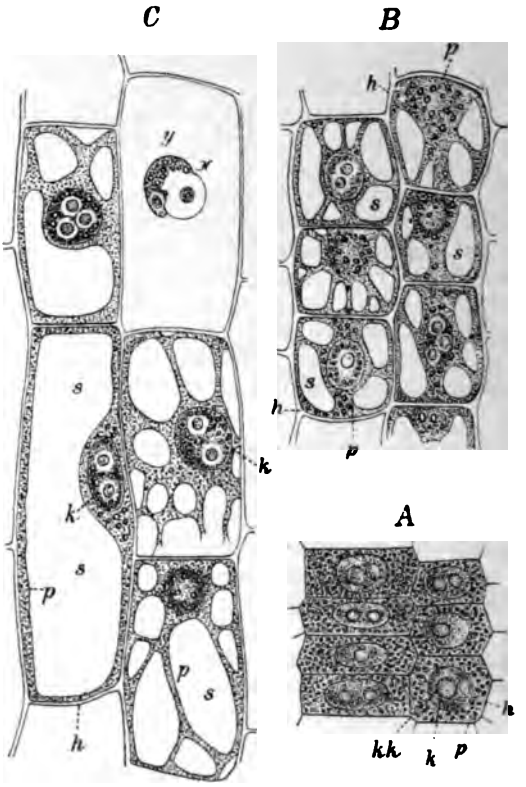


Fig. 62. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrösserung. Nach Sachs (II 33) Fig. 75. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*). *k* Kern. *kk* Kernkörper. *h* Membran.

Manche Botaniker, wie namentlich de Vries (V. 35) und Went, erblicken in den Vacuolen besondere Zellorgane, die sich nicht zufällig

im Zellkörper neubilden, sondern nur durch Theilung hervorgebracht werden können. Schon in den allerjüngsten Pflanzenzellen sind nach ihrer Annahme ausserordentlich kleine Vacuolen vorhanden, die sich durch Theilung fortwährend vermehren und bei der Theilung der Zelle auf die Tochterzellen vertheilt werden. In Folge dessen sollen sich von den Vacuolen des Meristems die sämmtlichen Vacuolen der ganzen Pflanze herleiten, was von anderen Forschern indessen in Abrede gestellt wird. Wie das Protoplasma sich nach Aussen durch eine Hautschicht abgrenzt, besitzen nach de Vries auch die Vacuolen eine eigene Wand (den Tonoplasten), welche die Ausscheidung und Anhäufung der im Zellsaft vorhandenen, gelösten Stoffe regelt.

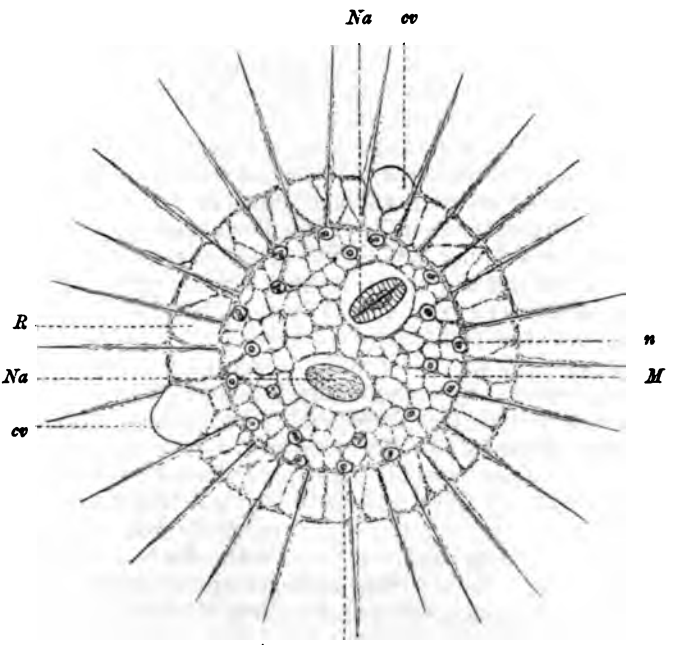


Fig. 68. Actinosphärium Eichhorni. Nach R. Hertwig, Zoologie Fig. 117. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit contractilen Vacuolen (*cv*), *Na* Nahrungskörper.

Vacuolenbildung kommt auch bei niederen Organismen sehr häufig vor. Bei Actinosphaerium z. B. gewinnt der Protoplasmakörper in Folge der in ihm vorhandenen, zahlreichen, kleinen und grossen Saftblasen ein ganz schaumiges Aussehen.

In geringer und constanter Anzahl vorkommende Vacuolen können, so namentlich häufig bei Infusorien, eine mit besonderer Contractilität ausgestattete Wandschicht erhalten und werden dann als contractile Vacuolen oder Behälter (Seite 69) bezeichnet.

Ansammlung von Saft in besonderen Vacuolen wird endlich, wenn auch selten, in manchen thierischen Zellen angetroffen und zwar in Organen, die im Körper eine gewisse Stützfunction zu erfüllen haben. Die Tentakeln mancher Cölenteraten, gewisse Körperanhänge von Anneliden besitzen in ihrer Axe, ebenso wie die Chorda dorsalis der Wirbelthiere, verhältnissmässig grosse, blasige Zellen, die nach Aussen durch

eine dicke Membran abgegrenzt sind und im Innern fast nur Zellsaft und eine sehr geringe Quantität Protoplasma enthalten. Dieses breitet sich in dünner Schicht unter der Zellmembran aus und schickt hie und da auch Fäden durch den Saftraum. Der Kern liegt meist in einer dichtern Ansammlung des Protoplasma entweder in der Wandschicht oder im Netzwerk eingebettet. Auch hier werden wie bei den Pflanzen die festen Zellwände in Folge osmotisch wirksamer Substanzen des Saftes prall gespannt sein. Obwohl über die Turgescenz der hier in Frage kommenden Organe noch keine experimentellen Untersuchungen vorgenommen worden sind, lässt es sich doch nur in dieser Weise vorstellen, dass die Chorda als ein stützender Stab im Körper der Wirbelthiere Verwendung findet. Indem die zahlreichen, turgescenten, kleinen Chordazellen nach Aussen durch eine feste, elastische Scheide zu einem Organe verbunden und gegen die Umgebung abgegrenzt sind, werden ihre einzelnen Turgorkräfte sich summiren und durch innern Druck die gemeinsame Scheide in Spannung erhalten.

Saftaufnahme und Saftabscheidung kommen, wie beim Protoplasma, auch bei der Kernsubstanz vor. In beiden Fällen dienen sie wohl dem Zweck, den activen Substanzen eine grössere Oberfläche zu verleihen und sie mit Nährflüssigkeit in directere Beziehung zu setzen.

Während die Bildung von Saftvacuolen in thierischen Zellen selten ist, kommt es bei ihnen dagegen häufig zur Absonderung von weichen oder festen Substanzen: von Fett, Glycogen, Schleim, Albuminaten und festen Gemischen von mehreren Substanzen.

Fett kann sich, wie der Zellsaft in jungen Pflanzenzellen, zuerst in kleinen Tröpfchen im Protoplasmakörper bilden. Wie dort die Vacuolen, vergrössern sich später die Tröpfchen, verschmelzen untereinander und stellen schliesslich einen einzigen grossen Tropfen dar, der den ganzen Binnenraum der Zelle ausfüllt und nach Aussen von einer dünneren Protoplasmaschicht mit Kern und einer feinen Zellhaut umschlossen wird.

Fig. 64. Becherzelle aus dem Blasenepithel von Squatina vulgaris in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet. Nach List Taf. I, Fig. 9.

Glycogen sammelt sich in den Leberzellen in einzelnen Tropfen an, die bei Zusatz von Jodjodkalium eine mahagonibraune Farbe annehmen und sich dadurch kenntlich machen lassen.

Schleimbildende Substanz (Mucigen) füllt den Binnenraum der mit ihrer Bereitung betrauten Zellen (Fig. 64) oft in solcher Menge an, dass die Zellen zu Blasen angeschwollen sind oder die Form eines Bechers angenommen haben. Das Protoplasma ist meist an der Basis der Zelle, wo sich dann auch der Kern befindet, noch etwas reichlicher vorhanden, umgiebt von hier die mucigene Substanz mit einer dünnen Hülle und breitet sich auch mit einzelnen Fäden netzartig in ihr aus. Durch Färbung mit manchen Anilinfarben lässt sich die mucigene Substanz vom Protoplasma schärfer unterscheiden.

Grössere Festigkeit gewinnen die inneren Plasmaproducte sehr häufig in den Eizellen, die sich in der verschiedensten Weise mit Reservestoffen beladen. Nach ihrer Form werden dieselben als Dotterkügelchen (Fig. 65), Dotterkörner, Dotterplättchen unterschieden und stellen meist in chemischer Hinsicht ein Gemisch von

Albuminaten und Fetten dar. Je zahlreicher und kleiner und dichter zusammengedrängt die Dotterelemente sind, um so mehr gewinnt der Plasmakörper ein schaumiges oder netzartiges Wesen.

Fig. 65. Dotterelemente aus dem Ei des Huhns. Nach BALFOUR. *A* Gelber Dotter. *B* Weisser Dotter.

Manche Plasmaproducte zeigen eine krystallinische Beschaffenheit, wie die Guaninkrystalle, von denen der Silberglanz in der Haut und dem Bauchfell der Fische herrührt, oder wie die Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen.

Aehnliche Plasmaproducte wie in thierischen kommen auch in pflanzlichen Zellen vor, hier aber gewöhnlich nur in einzelnen besonderen Organen, die entweder speciell zur Aufspeicherung von Reservestoffen oder wie die Samen zur Reproduction dienen. Dann finden sich die Zellen mit Oeltropfen erfüllt (ölige Samen) oder mit Körnern verschiedener Eiweisssubstanzen (Vitellin, Kleber, Aleuron) oder mit Eiweisskrystalloiden oder mit Stärkekörnern, auf die später noch genauer einzugehen ist.

Während die bisher besprochenen inneren Plasmaproducte beim Stoffwechsel vorübergehend angesammelt, dann wieder aufgebraucht werden und daher sehr veränderliche Bildungen sind, gibt es andere, die einen höheren Grad von Organisation erreichen und eine Theilfunction in der Zelle dauernd zu erfüllen haben. Hierher gehören die inneren Skeletbildungen des Protoplasmakörpers, die verschiedenen Körner, welche in den Pflanzenzellen mit dem gemeinsamen Namen Trophoplasten zusammengefasst werden, die Nesselkapseln der Coelenteraten, endlich die Muskelfibrillen, Nervenfibrillen u. s. w.

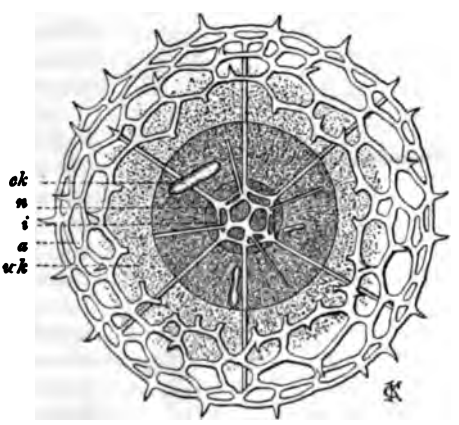


Fig. 66. Haliomma erinaceus. Aus R. HERTWIG, Zoologie Fig. 82.
a äussere, *i* innere Gitterkugel, *ck* Centralkapsel, *wk* extracapsulärer Weichkörper, *n* Binnenbläschen (Kern).

Innere Skelete finden sich im Körper vieler Protozoen, namentlich aber in grosser Mannichfaltigkeit und Zierlichkeit der Formen bei den Radiolarien. Sie setzen sich bald aus regelmässig angeordneten Stäben, bald aus zierlichen, durchbrochenen Gitterkugeln, bald aus beiderlei Bildungen vereint (Fig. 66) zusammen. Bei einigen Familien der Radiolarien bestehen sie aus einer organischen, in Säuren und Alkalien

löslichen Substanz, bei den meisten dagegen aus Kieselsäure, die an ein organisches Substrat, wie im Knochen der Wirbelthiere die phosphorsauren Salze an das Osseïn, gebunden ist. Alle diese Skelete haben eine für die Species constante und charakteristische Form und lassen ganz gesetzmässige Verhältnisse in ihrer Entwicklung (Richard Hertwig V. 40) erkennen.

Unter Trophoplasten versteht man hochorganisirte Differenzirungsproducte des pflanzlichen Protoplasma, welchen dieselbe Constanz wie dem Zellkern und eine grosse functionelle Selbständigkeit zukommt. Für die pflanzliche Ernährung sind sie sehr wichtig, da sich der ganze Assimilationsprocess und die Stärkebildung in ihnen abspielt. (Meyer V. 9—11.)

Die Trophoplasten sind kleine, meist kuglige oder ovale Körner, aus einer dem Protoplasma verwandten, aber doch von ihm unterscheidbaren Substanz. Sie sind leicht durch Wasser und Reagentien bei der Präparation zerstörbar und werden am besten durch Jodtinctur oder durch concentrirte Pikrinsäure fixirt. In Nigrosin färben sie sich alsdann stahlblau, so dass sie sich vom Protoplasmakörper scharf abheben. Sie finden sich oft in grosser Anzahl in der Zelle und können in activer Weise ihre Form verändern. Nach den Untersuchungen von Schmitz (V. 29), Schimper (V. 27, 28) und Meyer (V. 9—11) scheint eine directe Neuentstehung von Trophoplasten im Protoplasma nicht vorzukommen, dagegen vermehren sie sich wie die Kerne durch zeitweise eintretende Theilung. Von den Trophoplasten, die schon in der pflanzlichen Eizelle enthalten sind, würden somit die entsprechenden Gebilde aller aus ihr hervorgegangenen Zellgenerationen abzuleiten sein.

Die Trophoplasten können in verschiedenen Modificationen auftreten und verschiedene Functionen verrichten und werden danach als Stärkebildner, Chlorophyllkörner und Farbstoffkörner unterschieden (Amylo- oder Leukoplasten, Chloroplasten, Chromoplasten).

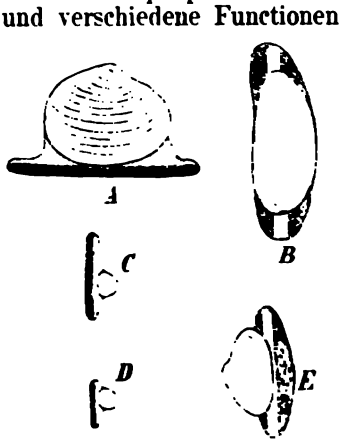


Fig. 67. Phajus grandifolius. Stärkebildner aus der Knolle. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum Fig. 30.

A, *C*, *D* u. *E* von der Seite, *B* von oben. *E* grün gefärbt. Vergr. 540.

Die meisten Stärkebildner (Fig. 67) finden sich in den nicht assimilirenden Zellen junger Pflanzenorgane und aller unterirdischen Theile, sowie in den Stengeln und Blattstielen. In den Scheinknollen von Phajus grandifolius, die für die Untersuchung besonders geeignet sind, stellen sie von der Fläche gesehen, ellipsoide feinkörnige Scheiben dar, in der Profilansicht erscheinen sie stäbchenförmig und heben sich bei Behandlung mit Pikronigrosin durch stahlblaue Farbe vom umgebenden Protoplasma ab. An einer Breitseite der Scheibe sitzt ein kleineres oder grösseres Stärkekorn. Ersteres ist ringsum von einem dünnen Ueberzug der Substanz des Leukoplasten umschlossen, letzteres nur an der ihm zugekehrten Oberfläche. Im zweiten Fall zeigt es eine excentrische Schichtung, und zwar der Art, dass der Kern, um den sich die Schichten herumlegen, sich in der Nähe der vom Leukoplasten abgewandten Oberfläche befindet. An dieser sind

in Folge dessen die Schichten sehr dünn und verdicken sich dann allmählich nach dem Stärkebildner zu, woraus hervorgeht, dass sie von ihm aus wachsen und ernährt werden. Oft ist in der Substanz des Stärkebildners noch ein stäbchenförmiger Eiweisskrystall an der vom Amylumkorn abgewandten Fläche wahrzunehmen.

Da nun Stärke, wie wir früher gesehen haben, nur in grünen Pflanzentheilen durch Synthese erzeugt werden kann, sind die weissen Stärkebildner nicht als die eigentlichen Ursprungsstätten zu betrachten. Vielmehr müssen dieselben die Stärke in gelöster Modification, vielleicht als Zucker (Sachs) von den Orten, wo die Assimilation vor sich geht, bezogen haben, so dass dann ihre Aufgabe nur darin besteht, die gelöste Substanz wieder in ein festes und organisirtes Product umzuwandeln.

Mit dem Stärkebildner sind die Chlorophyllkörner (Fig. 68) nahe verwandt; denn sie können direct aus ihnen durch Umbildung hervorgehen, indem sich in ihrer Substanz unter dem Einfluss des Lichtes Chlorophyll entwickelt. Die Leukoplasten ergrünen dann, nehmen an Grösse zu und verlieren ihre Stärkekörner, die aufgelöst werden. Auf der andern Seite nehmen die Chlorophyllkörner auch aus den farblosen Trophoplasten, die an den Vegetationspunkten als indifferente Anlagen vorkommen, ihren Ursprung; endlich vermehren sie sich durch Theilung (Fig. 68): unter Zunahme ihrer Substanz strecken sie sich in die Länge und werden bisquitförmig, worauf sie schliesslich in ihrer Mitte durchgeschnürt werden.

Fig. 68. Chlorophyllkörner aus dem Blatte von Funaria hygrometrica, ruhend und in Theilung. Vergr. 540. Nach Strasburger, Botanisches Prakticum Fig. 25.

Die Chlorophyllkörner bestehen aus einer Grundlage, welche die Reactionen des Eiweisses darbietet, und aus einem das Stroma durchtränkenden, grünen Farbstoff, dem Chlorophyll oder Blattgrün. Dasselbe lässt sich durch Alkohol extrahiren und zeigt in der Lösung deutliche Fluorescenz, indem es in durchfallendem Licht grün, in reflectirtem Licht blutroth aussieht.

In den Chlorophyllkörnern sind gewöhnlich mehrere kleine Stärkekörnchen eingeschlossen, die in ihnen durch Assimilation gebildet worden sind. Am besten lassen sie sich, nachdem das Chlorophyll durch Alkohol ausgezogen ist, durch Zusatz von Jodtinktur nachweisen.

Wie durch die Untersuchungen von Stahl gezeigt worden ist, können die Chlorophyllkörner, abgesehen von den zweckmässigen Verlagerungen, welche sie durch Strömung des Protoplasma erfahren (siehe Seite 84), auch activ ihre Gestalt in auffälliger Weise unter dem Reiz der Lichtstrahlen verändern. Während sie in diffusem Tageslicht polygonale Scheiben darstellen, welche ihre Breitseite der Lichtquelle zugekehrt haben, ziehen sie sich in directem Sonnenlicht zu kleinen Kugeln oder ellipsoiden Körpern zusammen. Sie führen dadurch eine für die Chlorophyllfunction zweckmässige Bewegung aus und erreichen durch sie, „dass sie dem Sonnenlicht eine kleinere, dem diffusen Tageslicht aber eine grössere Fläche zur Aufnahme der Strahlen bieten. Uns aber geben sie dadurch einen Einblick in den hohen Grad ihrer inneren Differenzirung, wie wir ihn durch das einfache Studium ihrer chemischen Thätigkeit bei weitem nicht hätten gewinnen können." (de Vries V. 46.) Wie die Kerne, erscheinen sie im Hinblick auf ihre

Vermehrung durch Theilung, im Hinblick auf ihr actives Bewegungsvermögen und ihre Function beim Assimilationsprocess als sehr selbständige, hoch individualisirte Plasmagebilde.

Endlich sind als eine besondere Abart der Trophoplaste noch die Farbkörner zu erwähnen, auf welche namentlich die gelbe und orangerothe Färbung vieler Blüthen zurückzuführen ist. Sie bestehen aus einem protoplasmatischen Substrat, das meist sehr unregelmässig gestaltet ist und bald die Form einer Spindel, einer Sichel, eines Dreiecks oder eines Trapezes hat. In dem Substrat sind Farbstoffkrystalle abgelagert. Auch hier lässt sich an geeigneten Objecten die allmähliche Entstehung der Farbkörper aus farblosen Trophoplasten nachweisen. Auch hier hat Weiss spontane Bewegungen und Formveränderungen wahrgenommen.

Die Besprechung der verschiedenen Arten der Trophoplasten schliessen wir ab, indem wir noch genauer auf die Structur der Stärkekörner eingehen, welche durch die Untersuchungen von Nägeli (V. 17, 20) und die daran geknüpften Schlussfolgerungen eine grosse theoretische Bedeutung gewonnen haben.

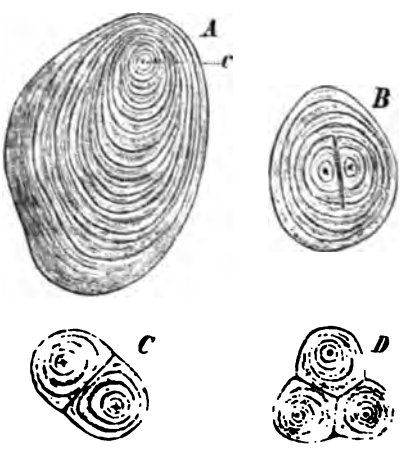


Fig. 69. Stärkekörner an der Kartoffelknolle. Nach Strasburger, Botanisches Praktikum Fig. 7.

A ein einfaches, *B* ein halb zusammengesetztes, *C* und *D* ganz zusammengesetzte Stärkekörner, *c* der organische Kern. Vergr. 540.

Die Stärkekörner (Fig. 69) zeigen in der Pflanzenzelle hinsichtlich ihrer Grösse ausserordentliche Verschiedenheiten. Auf der einen Seite sind sie so klein, dass sie bei der stärksten Vergrösserung nur als ein Punkt erscheinen, auf der andern Seite können sie bis zu einem Umfang von 0,2 mm heranwachsen. Charakteristisch ist ihre Reaction bei Zusatz von Jodlösungen. Je nach der Concentration derselben nehmen sie eine hellblaue bis schwarzblaue Färbung an. In warmem Wasser quellen sie beträchtlich auf und gehen beim weiteren Kochen in Kleister über.

Die Form der Stärkekörner ist bald oval, bald rundlich, bald mehr unregelmässig. Bei stärkeren Vergrösserungen ist an ihnen eine deutliche Schichtung zu erkennen, indem auf dem optischen Durchschnitt breitere, helle und schmälere, dunkle Streifen mit einander abwechseln. Nägeli erklärt diese Erscheinungen in der Weise, dass er das Stärkekorn aus wasserärmeren und wasserreicheren Lamellen von Stärkesubstanz zusammengesetzt sein lässt. Strasburger (V. 31) dagegen deutet „die dunkleren Linien als die besonders markirten Adhäsionsflächen der aufeinander folgenden Lamellen, die er sich mehr oder weniger vollständig gleichen lässt".

Die Lamellen (Fig. 69) sind um einen Kern angeordnet, der entweder das Centrum des ganzen Korns einnimmt (*B C*, oder, was häufiger der Fall ist, sehr excentrisch (*A*) gelegen ist. Auch finden sich nicht selten Stärkekörner, bei denen um 2 (*B C*) bis 3 (*D*) Kerne mehrere Lamellensysteme angeordnet sind; sie werden daher als zusammen-

gesetzte den Körnern mit einem einfachen Kern gegenübergestellt. Bei centraler Lage des Kerns zeigen die ihn umgebenden Stärkeschichten überall nahezu die gleiche Dicke. Bei excentrischer Lage dagegen gehen nur die innersten Schichten continuirlich um ihn herum, die peripheren besitzen die grösste Dicke an der vom Kern abgewandten Seite des Korns, verdünnen sich, je mehr sie sich dem Kern nähern und werden schliesslich an der Seite, nach welcher der excentrische Kern zu liegt, so fein, dass sie von den Nachbarlamellen nicht mehr zu unterscheiden sind, oder laufen überhaupt ganz frei aus.

In jedem Stärkekorn nimmt der Wassergehalt von der Oberfläche nach dem Centrum zu. Der Kern ist am wasserreichsten, die oberflächlichste, an das Protoplasma angrenzende Schicht zeigt das dichteste Gefüge. Hierauf ist die Erscheinung zurückzuführen, dass bei dem Austrocknen der Stärkekörner Risse im Kern und von diesem ausstrahlend nach der Peripherie hin entstehen (Nägeli V. 17).

Wie schon oben erwähnt, nehmen bei den Pflanzen die Stärkekörner gewöhnlich nicht direct im Protoplasma, sondern in besonderen Differenzirungsproducten desselben, den Stärkebildnern (Amyloplasten und Chlorophyllkörpern) ihren Ursprung. Je nachdem nun das Korn im Innern eines solchen oder an seiner Oberfläche angelegt wird, erklärt sich nach den Untersuchungen von Schimper (V. 27) die oben beschriebene, verschiedenartige Schichtung. Im ersten Fall bilden sich die Stärkelamellen gleichmässig um den Kern herum, da sie von allen Seiten her gleichmässig von der Substanz des Stärkebildners ernährt werden. Im zweiten Fall befindet sich der an die Oberfläche des Stärkebildners angrenzende Theil des Stärkekorns unter ungünstigeren Wachsthumsbedingungen. Es wird daher viel mehr Substanz an der dem Stärkebildner zugekehrten Fläche des Korns angebildet, die Schichten fallen hier dicker aus und verjüngen sich nach der entgegengesetzten Fläche. In Folge dessen wird der Kern, um welchen die Schichten herumgelegt sind, immer mehr über die Oberfläche des Stärkebildners hinausgeschoben und nimmt dementsprechend immer mehr im Schichtensystem eine excentrische Lage ein.

Dass die Stärkekörner durch Auflagerung neuer Schichten an der Oberfläche, also durch Apposition wachsen, geht namentlich aus einer Beobachtung von Schimper (V. 27) hervor. Derselbe fand Stärkekörner, an deren Oberfläche ein Auflösungsprozess stattgefunden hatte, dann aber wieder unterbrochen worden war. Denn um das corrodirte Korn hatten sich wieder frische Schichten herum gebildet.

Nach den Angaben von Strasburger werden Stärkekörner in einzelnen Fällen auch direct im Protoplasma ohne Mitwirkung besonderer Stärkebildner erzeugt. In den Markstrahlzellen der Coniferen fand dieser Forscher ihre erste Anlage als winzige Körnchen in den Strängen des Plasmanetzes eingeschlossen. Wenn sie grösser geworden sind, liegen sie deutlich in Plasmataschen, deren Innenwand etwas lichtbrechender ist und Mikrosomen führt.

Ein sehr kunstvoll gebautes, inneres Plasmaproduct stellen die Nesselkapseln (Fig. 70) dar, welche sich besonders bei Coelenteraten als Angriffswaffen in den über das Ektoderm vertheilten Nesselzellen entwickeln. Sie bestehen aus einer ovalen Kapsel (*a* u. *b*), die aus einer glänzenden Substanz gebildet ist und eine Oeffnung an dem nach der Oberfläche der Epidermis zugekehrten Ende besitzt. Der Innenfläche der Kapsel liegt eine feine Lamelle dicht an, die an dem

Rande der Oeffnung in den oft complicirt gebauten Nesselschlauch übergeht (vergl. Fig. 70 *a* u. *b*). In der vorliegenden Figur ist der letztere aus einem weitern kegelförmigen Anfangstheil, der in das Innere der Kapsel eingestülpt und mit einigen kürzeren und längeren Widerhaken bedeckt ist, und aus einem sehr langen und feinen Schlauch zusammengesetzt. Dieser geht von der Spitze des Kegels aus und ist um denselben in vielen spiralen Windungen aufgerollt. Der freibleibende Binnenraum ist von einem nesselnden Secret erfüllt. Das an die Nesselkapsel angrenzende Protoplasma ist zu einer contractilen Hülle differenzirt, die nach Aussen ebenfalls von einer Oeffnung durchbrochen ist (Schneider V. 45).

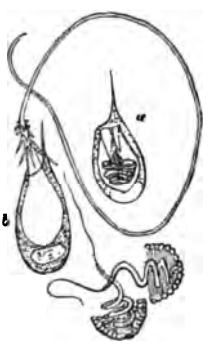


Fig. 70. Nesselzellen der Cnidarien (aus LANG). HERTWIG, Zoologie Fig. 161. *a* Zelle mit Cnidocil und einem in der Kapsel aufgerollten Nesselfaden. *b* Nesselfaden aus der Nesselkapsel hervorgeschleudert, an der Basis mit Widerhaken bewaffnet. *c* Klebzellen einer Ktenophore.

Auf der freien Oberfläche der Zelle erhebt sich nahe der Kapselöffnung ein starrer, glänzender, haarähnlicher Fortsatz, das Cnidocil. Wenn dasselbe durch irgend einen Fremdkörper berührt wird, pflanzt es den Reiz auf das Protoplasma fort. In Folge dessen zieht sich die contractile Hülle in der Umgebung der Nesselkapsel plötzlich heftig zusammen, comprimirt dieselbe und treibt den in ihrem Innern eingeschlossenen Schlauch nach Aussen hervor, wobei er wie der Finger eines Handschuhs umgestülpt wird (Fig. 70 *b*). Zuerst wird der erweiterte kegelförmige Anfangstheil mit den Widerhaken nach Aussen hervorgestülpt, dann folgt der spiral aufgerollte, feine Schlauch nach. Das nesselnde Secret wird wahrscheinlich durch eine Oeffnung im Schlauchende entleert.

Auf die Entstehung dieses ausserordentlich complicirten Apparates wirft die Entwicklungsgeschichte Licht. Zuerst bildet sich in jungen Nesselzellen eine ovale Secrethöhle, die sich gegen das Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt; dann wächst von dem freien Zellende aus ein feiner Protoplasmafortsatz in die Secrethöhle hinein, nimmt Lage und Form des inneren Nesselapparats an und scheidet auf seiner Oberfläche die zarte Schlauchmembran ab. Zuletzt differenzirt sich noch die glänzende und derbere, äussere Wand der Kapsel mit der Oeffnung und um diese wiederum die contractile Hülle.

b) Die äusseren Plasmaproducte.

Die äusseren Plasmaproducte können in 3 Gruppen eingetheilt werden, in die Zellhäute, in die Cuticulargebilde und in die Intercellularsubstanzen.

Zellhäute sind Absonderungen, mit denen sich der Zellkörper auf seiner ganzen Oberfläche umgiebt. Sie bilden namentlich bei pflanzlichen Zellen einen sehr wichtigen und stark in die Augen fallenden Bestandtheil, während sie im Thierreich häufig fehlen oder so wenig ausgebildet sind, dass sie auch bei starken Vergrösserungen schwer zu erkennen sind.

Im Pflanzenreich besteht die Zellhaut aus einem der Stärke sehr nahe verwandten Kohlenhydrat, der **Cellulose**.

Die Anwesenheit derselben lässt sich meist leicht durch eine sehr charakteristische Reaction feststellen. Wenn man einen Schnitt durch Pflanzengewebe oder eine einzelne Pflanzenzelle zuerst mit einer dünnen Lösung von Jodjodkalium durchtränkt und darauf nach Entfernung der Jodlösung Schwefelsäure (2 Theile mit 1 Theil Wasser verdünnt) zusetzt, so nehmen die Zellwände eine bald hell-, bald dunkelblaue Farbe an. Eine Cellulosereaction erhält man auch durch Zusatz einer Chlorzinkjodlösung.

Die Membranen der Pflanzenzellen erreichen oft eine beträchtliche Dicke und Festigkeit und lassen dann auf dem Durchschnitt eine deutlich ausgesprochene Schichtung erkennen, indem wie im Stärkekorn schwächer und stärker das Licht brechende Streifen mit einander abwechseln (Fig. 71 und 72 *A*, *B*). Aber auch bei Betrachtung

Fig. 71.

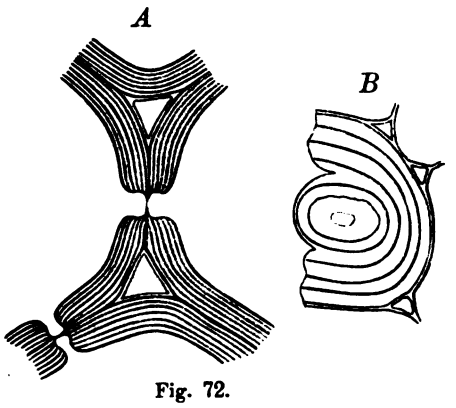


Fig. 72.

Fig. 71. Querschnitt durch das Rhizom von Caulerpa prolifera an der Insertionsstelle eines Balkens. Nach Strasburger Taf. I, Fig. 1.

Fig. 72. *A* Theil einer älteren Markzelle mit sechs Verdickungsschichten von Clematis vitalba. Nach Strasburger Taf. I, Fig. 13.

B Eine solche Zelle, in Schwefelsäure gequollen. Nach Strasburger Taf. I, Fig. 14.

von der Fläche ist noch eine feinere Structur häufig nachweisbar. Die Zellhaut zeigt eine feine Streifung, als ob sie aus zahlreichen, parallel angeordneten Fasern zusammengesetzt sei. Dabei kreuzen sich die Fasern in entgegengesetzten Richtungen. Entweder verlaufen die einen in der Längsrichtung, die anderen in der Querrichtung, also ringförmig um die Zelle herum, oder sie sind schräg zur Längsaxe der Zelle angeordnet. Ueber die Beziehung dieser feinen Streifung zu den einzelnen Celluloselamellen stehen sich die Ansichten von Nägeli und Strasburger gegenüber.

Nägeli (V. 19) lässt in jeder Lamelle beide Streifensysteme vorhanden sein; wie beim Stärkekorn sollen sowohl die Lamellen als auch die sich kreuzenden Streifen abwechselnd aus wasserärmerer und aus wasserreicherer Substanz bestehen und daher abwechselnd hell und dunkel erscheinen. Eine Lamelle ist daher parketartig gefeldert mit quadratisch-rechteckigen oder mit rhombischen Feldern. „Diese zeigen ein dreifach verschiedenes Aussehen; sie bestehen nämlich aus dichter, weicher und mittlerer Substanz, je nachdem sie der Kreuzungsstelle zweier dichter, zweier weicher oder eines dichten und eines weichen

Streifens entsprechen." Nach Nägeli lässt sich daher die ganze Zellmembran „nach 3 Richtungen in Lamellen zerlegen, die alternirend aus wasserreicherer und wasserärmerer Substanz bestehen, und die sich in ähnlicher Weise wie die Blätterdurchgänge eines Krystalls kreuzen. Die Lamellen der einen Richtung sind die Schichten, die der beiden andern die zwei Streifensysteme. Die letzteren können sich fast unter jedem Winkel schneiden; beide stehen auf den Schichtenlamellen, wie es scheint, in den meisten Fällen rechtwinklig".

Im Gegensatz zu Nägeli lassen Strasburger (V. 31—33) und andere Botaniker, deren Angaben wohl nicht anzufechten sind, die sich kreuzenden Streifen nie einer und derselben Lamelle angehören; vielmehr gestaltet sich nach ihnen das Verhältniss so, dass wenn die eine Lamelle in longitudinaler Richtung, die nächstfolgende in querer Richtung gestreift ist und so fort in wechselnder Folge. Nach Strasburger unterscheiden sich weder die einzelnen Lamellen noch die einzelnen Streifen durch ungleichen Wassergehalt. Die Lamellen sowohl wie die Streifen in denselben sind von einander durch Contactflächen getrennt, welche bei den verschiedenen Ansichten (Querschnittsbild, Flächenbild) als dunklere Linien erscheinen. Die Anordnung ist daher im Allgemeinen eine ähnliche, wie in einer Hornhaut, die sich aus Lamellen mit gekreuzten Fasern aufbaut.

Nicht selten zeigen die Cellulosemembranen, und zwar meist an ihrer inneren Fläche, feinere Skulpturen. So können Leisten nach Innen vorspringen, welche entweder in einer Schraubenlinie verlaufen oder in grösserer Anzahl quer zur Längsaxe der Zelle gestellt oder in mehr unregelmässiger Weise zu einem Netz unter einander verbunden sind. Auf der andern Seite kann die Zellwand an einzelnen Stellen, wo sie an eine Nachbarzelle stösst, verdünnt bleiben und so Tüpfel oder Tüpfelkanäle erzeugen (Fig. 72 *A*), durch deren Vermittelung benachbarte Zellen Nahrungssubstanzen besser austauschen können.

Auch in stofflicher Hinsicht kann die Zellwand bald nach ihrer ersten Anlage ihren Charakter in verschiedener Weise verändern, entweder durch Incrustation oder durch Verholzung oder durch Verkorkung.

Nicht selten werden in die Cellulose Kalksalze oder Kieselsäure abgelagert, wodurch die Membranen eine grössere Festigkeit und Härte erhalten. Wenn solche Pflanzentheile geglüht werden, wird die Cellulose verkohlt und es bleibt an Stelle des Zellhautgerüstes ein mehr oder minder vollständiges Kalk- oder Kieselskelet zurück. Kalkablagerung findet sich bei den Kalkalgen, bei Characeen, bei Cucurbitaceen, Verkieselung bei Diatomeen, bei Equisetaceen, bei Gräsern etc.

Durch die Verholzung erhalten die Zellmembranen gleichfalls eine bedeutend grössere Festigkeit. Hier ist der Cellulose noch eine andere Substanz, der Holzstoff (das Lignin und Vanillin) beigemengt. Derselbe lässt sich durch Kalilauge oder durch ein Gemisch von Salpetersäure und chlorsaures Kali auflösen und entfernen, worauf dann noch ein die Cellulosereaction darbietendes Gerüst übrig bleibt.

Bei dem Process der Verkorkung ist mit der Cellulose Korkstoff oder Suberin in geringerer oder reichlicherer Menge verbunden. Hierdurch werden wieder die physikalischen Eigenschaften der Zellwand in der Weise verändert, dass sie für Wasser undurchlässig wird. Daher entwickeln sich denn verkorkte Zellen an der Oberfläche vieler Pflanzenorgane, um die Wasserverdunstung zu verhüten.

Während es bei der Verkalkung und Verkieselung auf der Hand liegt, dass die Kalktheilchen und die Kieseltheilchen durch Vermittelung des Protoplasma an Ort und Stelle geschafft und zwischen den Cellulosetheilchen abgelagert worden sind, wobei wieder molecularen Bindungen eine Rolle zufallen wird, bieten sich für das Zustandekommen der Verholzung und der Verkorkung zwei Möglichkeiten dar. Entweder ist der Holz- und Korkstoff in einer löslichen Modification durch Vermittelung des Protoplasma entstanden und gleich den Kalk- und Kieseltheilchen in die Cellulosemembran in unlöslicher Modification eingelagert worden, oder beide Substanzen haben sich an Ort und Stelle durch chemische Umwandlung der Cellulose gebildet. Es ist dies wieder eine Angelegenheit, welche weniger der Morphologe mit seinen Untersuchungsmethoden, als vielmehr der physiologische Chemiker wird zu entscheiden haben. (Siehe S. 124.)

Eine viel discutierte, sehr wichtige, aber nicht leicht zu entscheidende Frage ist das Wachsthum der Zellhaut. Bei demselben haben wir ein Dicken- und ein Flächenwachsthum zu unterscheiden. Das bei seiner Entstehung kaum messbar feine Cellulosehäutchen kann allmählich eine sehr bedeutende Dicke erreichen und sich hierbei aus immer zahlreicheren Lamellen zusammensetzen, deren Zahl der Dicke proportional zunimmt. Das Allerwahrscheinlichste ist, dass vom Protoplasma Schicht auf Schicht auf das zuerst abgeschiedene Häutchen neu abgelagert wird. Man nennt dies ein Wachsthum durch Apposition, im Gegensatz zu einer von Nägeli aufgestellten Theorie (V. 19), nach welcher das Wachsthum der Häute durch Intussusception vor sich gehen soll, das heisst: durch Einlagerung neuer Theilchen in Zwischenräume zwischen die bereits vorhandenen Theilchen.

Für die Appositionstheorie sprechen namentlich folgende drei Erscheinungen. 1) Wenn an der Innenfläche einer Zellhaut sich leistenförmige Verdickungen bilden, so werden dieselben schon vor ihrem Auftreten dadurch angedeutet, dass in dem Protoplasmaschlauch sich an den entsprechenden Stellen das Protoplasma in dickeren Bändern ansammelt und die Erscheinungen der Circulation darbietet. 2) Wenn durch Plasmolyse sich der Protoplasmakörper von der Zellhaut zurückgezogen hat, scheidet er auf seiner nackten Oberfläche eine neue Cellulosemembran ab (Klebs IV. 14). Man kann die Plasmolyse rückgängig machen. Der sich durch Wasseraufnahme vergrössernde Zellkörper legt sich dann mit seiner neuen Haut der alten wieder dicht an und verbindet sich mit ihr. 3) Bei der Theilung von Pflanzenzellen lässt sich oft sehr deutlich erkennen, wie jede Tochterzelle sich mit einer eigenen, neuen Hülle umgiebt, so dass dann innerhalb der alten Membran der Mutterzelle zwei neugebildete Membranen der Tochterzellen eingeschlossen sind.

Grössere Schwierigkeiten bietet die Erklärung vom Flächenwachsthum der Membran. Dasselbe könnte durch zwei verschiedene Processe bewirkt werden, die entweder allein oder mit einander combinirt Platz greifen könnten. Einmal könnte die Membran sich durch Dehnung vergrössern, wie ein Gummiball, den man aufbläst. Zweitens aber könnte sie sich auch durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Cellulosetheilchen zwischen die alten, ausdehnen.

Dafür, dass eine Dehnung der Zellhaut stattfindet, sprechen manche Erscheinungen. Schon der früher erwähnte Turgor der Zelle ruft eine solche hervor. Denn sowie eine Zelle der Plasmolyse ausgesetzt wird, schrumpft sie erst im Ganzen unter Wasseraustritt etwas zusammen, ehe

sich der Plasmaschlauch ablöst, ein Zeichen, dass sie durch inneren Druck gedehnt war. Bei manchen Algen lässt sich beobachten, dass die zuerst gebildeten Celluloselamellen durch Dehnung schliesslich gesprengt und abgeworfen werden (Rivularien, Gloeocapsa, Schizochlamys gelatinosa etc.). Jede Dehnung und Verkürzung muss mit Verlagerung der kleinsten Theilchen verbunden sein, die sich hier mehr in der Fläche, dort mehr in der Dicke anordnen.

Dadurch bietet die Vergrösserung einer Membran durch Dehnung manche Berührungspunkte mit dem Wachsthum durch Intussusception. Der Unterschied zwischen beiden Arten läuft dann darauf hinaus, dass im ersten Fall schon von früher her vorhandene Cellulosetheilchen, im zweiten Fall neue, in Bildung begriffene Theilchen in die Fläche eingelagert werden.

Das Wachsthum durch Intussusception möchte ich nun nicht, wie es Strasburger früher gethan hat (V. 31), vollkommen in Abrede stellen, vielmehr erblicke ich in ihm neben der Apposition einen zweiten wichtigen Factor bei der Membranbildung, allerdings nicht den einzigen Factor, wie es in der Theorie von Nägeli in dogmatischer Weise angenommen wird.

Viele Erscheinungen des Zellenwachsthums lassen sich, wie es von Nägeli (V. 17 u. 19) geschehen ist, durch Intussusception am ungezwungensten erklären, während die Appositionstheorie auf Schwierigkeiten stösst.

Zerreissungen von Membranschichten durch Dehnung werden im Ganzen doch in sehr seltenen Fällen beobachtet. Trotzdem vergrössern sich fast alle Zellen von ihrer Anlage bis zum ausgewachsenen Zustand so bedeutend, dass die Dehnungsfähigkeit der Haut, welche bei Cellulose wohl überhaupt nicht als eine sehr grosse angenommen werden darf, bald überschritten werden müsste. Viele Pflanzenzellen verlängern sich um das 100fache, und manche um mehr als das 2000fache (Chara).

Manche Zellen zeigen eine sehr unregelmässige Form, deren Erklärung sehr grosse Schwierigkeiten bereiten würde, wenn die Zellhaut allein durch innere Dehnung, einer Kautschukblase vergleichbar, sich in der Fläche vergrössern sollte. Caulerpa, Acetabularia etc. sind, trotzdem sie einen einzigen Hohlraum enthalten, wie eine vielzellige Pflanze in Wurzeln, Stengel und Blätter gegliedert, von denen ein jeder Theil durch eigene Wachsthumsgesetze beherrscht wird. Manche Pflanzenzellen wachsen nur an bestimmten Stellen, entweder an der Spitze oder nahe der Basis oder entwickeln seitliche Ausstülpungen und Aeste. Andere erfahren beim Wachsthum complicirte Drehungen, wie die Internodien der Characeen.

Endlich macht Nägeli noch für ein Wachsthum durch Intussusception geltend, dass manche Membranen in der Fläche und Dicke bedeutend zunehmen, nachdem sie durch Theilung des Protoplasmakörpers von diesem in Folge der Bildung von Specialmembranen um die Tochterzellen getrennt worden sind. „Gloeocapsa und Gloeocystis treten zuerst als einfache Zellen mit dicker, gallertiger Membran auf. Die Zelle theilt sich in zwei, wovon jede wieder eine gleiche blasenförmige Membran bildet; und so geht die Einschachtelung weiter.“ Die äusserste Gallertblase muss in Folge dessen immer grösser werden. Ihr Volumen betrug bei einer Art in diesen successiven Entwicklungsstadien nach Berechnungen von Nägeli im Mittel 830 — 2442 — 5615 — 10209 Kubikmik. Bei einer andern Art war eine Verdickung der zuerst gebildeten Gallertmembran von 10 auf 60 Mik., also um das 6fache eingetreten. „Bei Apiocystis

sind die birnförmigen Kolonien, die aus sehr weicher Gallerte mit eingelagerten Zellen bestehen, von einer dichteren Membran umhüllt. Dieselbe nimmt mit dem Alter nicht bloss an Umfang, sondern auch an Mächtigkeit zu; denn bei kleineren Kolonien ist sie bloss 3 Mik., bei den grossen bis 45 Mik. dick; an jenen beträgt die Oberfläche etwa 27 000, an diesen etwa 1 500 000 Quadrat-Mik.-Mill. Die Dicke der Hülle nimmt also von 1 auf 15, der Flächeninhalt von 1 auf 56, und der Kubikinhalt von 1 auf 833 zu. Von einer Apposition auf der inneren Seite dieser Hülle kann keine Rede sein; denn ihre innere glatte Fläche wird von den kleinen, kugeligen Zellen entweder gar nicht oder nur an einzelnen wenigen Stellen berührt."

In allen diesen Fällen muss ich dem Ausspruch von Nägeli zustimmen, dass wir hier auf Unwahrscheinlichkeiten stossen, wenn wir das Flächenwachsthum der Zellenmembran bloss aus der Auflagerung von neuen Schichten erklären wollen, während die oben namhaft gemachten „Erscheinungen (Aenderung der Gestalt und Richtung, ungleiches Wachsthum der Theile, Drehung) sich durch Intussusception auf die einfachste und leichteste Art nachweisen lassen. Alles hängt davon ab, dass die neuen Theilchen zwischen die schon vorhandenen an bestimmten Stellen, in bestimmter Menge und in bestimmter Richtung eingelagert werden."

Der Process der Intussusception selbst ist vollends nicht in Abrede zu stellen, wo Kalk- oder Kieselsalze in die Membran abgelagert sind, da dies meist erst nachträglich und oft nur in den oberflächlichen Schichten geschieht. Dass in ähnlicher Weise nicht auch Cellulosetheilchen sollten eingelagert werden können, würde als unmöglich nur dann erwiesen sein, wenn gezeigt wäre, dass Cellulose in der That nur durch directe Umwandlung von Protoplasmaschichten gebildet wird. Dies ist aber doch nichts weniger als erwiesen, und wird der Pflanzenanatom es wahrscheinlich durch mikroskopische Beobachtung allein überhaupt nicht feststellen können, sondern nur mit Hülfe einer weit fortgeschrittenen Mikrochemie, Verhältnisse, über welche das auf Seite 123—124 Gesagte zu vergleichen ist. Bei Berücksichtigung der dort gegebenen Darlegungen wird man überhaupt finden, dass bei gewissen Bedingungen der Cellulosebildung zwischen Apposition und Intussusception gar nicht der schroffe Gegensatz besteht, wie er von mancher Seite herausgekehrt wird. — —

Cuticulargebilde sind hautartige Absonderungen, mit welchen sich eine Zelle anstatt allseitig nur einseitig an ihrer nach Aussen gekehrten Oberfläche bedeckt. Im Thierreich sind häufig die Zellen, welche die Oberfläche des Körpers einnehmen oder die Innenfläche des Darmkanals auskleiden, mit einer Cuticula versehen, welche das darunter gelegene Protoplasma gegen die schädlichen Einflüsse der umgebenden Medien schützt. Die Cuticula ist gewöhnlich aus dünnen Lamellen gebildet und ausserdem von feinen, parallel verlaufenden Poren durchsetzt, in welche vom darunter gelegenen Protoplasma zarte Fädchen eindringen. Als Cuticulargebilde eigenthümlicher Art, welche zugleich eine sehr ausgesprochene Schichtung aufweisen, sind auch die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen in der Netzhaut anzuführen.

Cuticulare Abscheidungen membranartig angeordneter Zellen verschmelzen sehr häufig untereinander und stellen

dann ausgedehnte Häute dar (Fig. 73), welche namentlich bei Würmern und Arthropoden der ganzen Oberfläche des Körpers zum Schutz dienen. Dieselben bestehen meist aus Chitin, einem Stoff, welcher nur in kochender Schwefelsäure löslich ist. In ihrer feinen Structur zeigen sie grosse Uebereinstimmung mit den Cellulosemembranen, nämlich eine Schichtung, welche auf ein Wachsthum durch Apposition neuer Lamellen an der Innenseite der zuerst gebildeten hinweist.

Zeitweise werden die alten Chitinhäute gesprengt und abgeworfen, nachdem sich unter ihnen eine jüngere, weichere Haut zum Ersatz gebildet hat, ein Vorgang, der als Häutung bezeichnet wird. Zur Verstärkung der Chitinhaut können Kalksalze auf dem Wege der Intussusception in sie abgelagert werden.

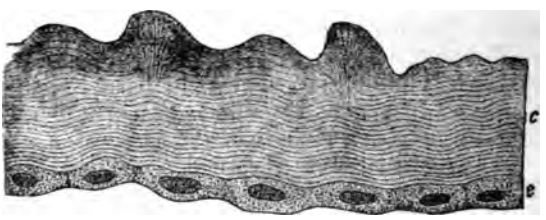


Fig. 73.

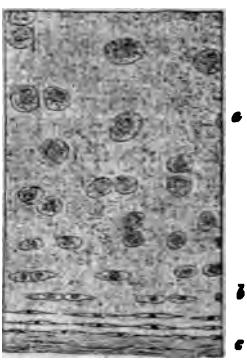


Fig. 74.

Fig. 73. Epithel mit Cuticula einer Blattwespe. (Cimbex coronatus.) Aus R. Hertwig Fig. 24 f.
c Cuticula. *e* Epithel.

Fig. 74. Knorpel (nach Gegenbaur).
c Knorpeloberhaut. *b* Uebergang zum typischen Knorpel *a*.

Intercellularsubstanzen endlich entstehen, wenn eine grössere Anzahl von Zellen an ihrer ganzen Oberfläche feste Stoffe ausscheidet, ihre Abscheidungsproducte aber sich nicht, wie die Zellmembranen, getrennt erhalten, sondern unter einander zu einer zusammenhängenden Masse verschmelzen, in welcher man nicht erkennen kann, was von der einen, was von der anderen Zelle abstammt (Fig. 74). Die Gewebe mit Intercellularsubstanzen sind daher nicht in einzelne Zellen, wie ein Stück Pflanzengewebe, zerlegbar. In der continuirlichen Grundsubstanz, welche aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen (Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin, Tunicin, Chitin etc.) bestehen kann, welche ferner bald homogen, bald faserig aussieht, sind kleine Höhlen vorhanden, in welchen die Protoplasmakörper eingeschlossen sind. Da der die Höhle umgebende Bezirk der Intercellularsubstanz am meisten unter dem Einfluss des in ihr gelegenen Protoplasmakörpers stehen wird, nannte ihn Virchow (I. 33) ein Zellenterritorium. Dasselbe ist aber in der Natur, wie gesagt, von den Nachbarterritorien nicht abgegrenzt.

Unter den Zellproducten, die ihrer Lage nach bald mehr als äussere, bald mehr als innere aufgefasst werden können, sind endlich noch die Muskel- und Nervenfibrillen zu nennen. Selbst aus Proteïnsubstanzen aufgebaut, stehen sie in stofflicher Hinsicht dem Protoplasma am nächsten, lassen sich aber den bisher besprochenen Bildungen inso-

fern anreihen, als sie von ihm deutlich gesondert sind, als eigenartige Theile sich darstellen lassen und nur eine ganz specifische Function im Zellenleben auszuüben vermögen. Wegen ihrer feineren Structur ist auf das zweite Buch, die Gewebe, zu verweisen.

Literatur. V.

1) **Baumann.** *Ueber den von O. Löw und Th. Bokorny erbrachten Nachweis von der chemischen Ursache des Lebens. Pflüger's Archiv. Bd. XXIX. 1882.*
2) **Bunge.** *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. Leipzig 1889.*
3) **Engelmann.** *Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. Botan. Zeitung. 1881.*
4) **Haeckel.** *Die Radiolarien. 1862.*
Derselbe. Generelle Morphologie.
5) **Hess.** *Untersuchungen zur Phagocytenlehre. Virchow's Archiv. Bd. 109.*
6) **Langhans.** *Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Virchow's Archiv. 1870. Bd. 49.*
7) **Löw u. Bokorny.** *Die chemische Ursache des Lebens. München 1881.*
8) **Marchand.** *Ueber die Bildungsweise der Riesenzellen um Fremdkörper. Virchow's Archiv. 1883. Bd. 93.*
9) **Arthur Meyer.** *Ueber die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeitung. 1881.*
10) *Derselbe. Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Botan. Zeitung. 1883.*
11) *Derselbe. Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883.*
12) **Metschnikoff.** *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten des zoologischen Instituts in Wien. Bd. V. Heft 2.*
13) *Derselbe. Ueber die Beziehung der Phagocyten zu Milzbrandbacillen. Archiv für patholog. Anatomie u. Physiologie. Bd. 96 u. 97. 1884.*
14) *Derselbe. Ueber den Kampf der Zellen gegen Erysipelkokken. Ein Beitrag zur Phagocytenlehre. Archiv f. patholog. Anatomie u. Physiologie. Bd. 107.*
15) *Derselbe. Ueber den Phagocytenkampf bei Rückfalltyphus. Virchow's Archiv. Bd. 109.*
16) **Nägeli.** *1) Primordialschlauch. 2) Diosmose der Pflanzenzelle. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 1855.*
17) *Derselbe. Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 2. Heft. 1858.*
18) *Derselbe. Theorie der Gährung. 1879.*
19) *Derselbe. Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran. Sitzungsber. der bairischen Akademie. Bd. I u. II. 1864.*
20) *Derselbe. Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Botan. Zeitung. 1881.*
21) *Derselbe. Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- u. Stickstoffverbindungen. Untersuch. über niedere Pilze aus dem pflanzenphysiolog. Institut in München. 1882.*
22a) **W. Pfeffer.** *Ueber intramoleculare Athmung. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. I.*
22b) *Derselbe. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. II.*
23) *Derselbe. Pflanzenphysiologie. 1881.*
24) *Derselbe. 1) Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. 2) Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Abhandl. der Mathemat. physik. Classe d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. Bd. XVI. 1890.*
25) **Pflüger.** *Ueber die physiolog. Verbrennung in den lebendigen Organismen. Archiv f. Physiologie. Bd. X. 1875.*
26) *Derselbe. Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflüger's Archiv. Bd. XVIII. 1878.*
27) **W. Schimper.** *Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Botan. Zeitung. 1881.*
28) *Derselbe. Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung. 1883.*

29) **Fr. Schmitz.** *Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuch. über Bau und Entwickelung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn 1882.*
30) **Schützenberger.** *Die Gährungserscheinungen. 1876.*
31) **Strasburger.** *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.*
32) *Derselbe. Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft 2. 1889.*
33) *Derselbe. Das botanische Practicum.*
34) **A. Weiss.** *Ueber spontane Bewegungen und Formänderungen von Farbstoffkörpern. Sitzungsber. d. kgl. Akademie d. Wissensch. zu Wien. Bd. XC. 1884.*
35) **Hugo de Vries.** *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 16. 1885.*
36) *Derselbe. Untersuch. über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877.*
37) **Went.** *Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 19. 1888.*
38) **Jul. Wortmann.** *Ueber die Beziehungen der intramolecularen u. normalen Athmung der Pflanzen. Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg. Bd. II. 1879.*
39) **Wiesner.** *Die Elementarstructur u. das Wachsthum der lebenden Substanz. 1892.*
40) **Richard Hertwig.** *Die Radiolarien.*
41) **Ehrlich.** *Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Biologisches Centralblatt. Bd. VI. 1887.*
42) **R. Heidenhain.** *Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiologie. Bd. V.*
43) **Max Schultze.** *Ein reizbarer Objecttisch u. seine Verwendung bei Untersuchungen des Blutes. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I.*
44) **Oscar Schultze.** *Die vitale Methylenblaureaction der Zellgranula. Anat. Anzeiger 1887. pag. 684.*
45) **Camillo Schneider.** *Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXV.*
46) **Hugo de Vries.** *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*

SECHSTES CAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Theilung.

Eine der wichtigsten Eigenschaften der Zelle, insofern auf ihr die Erhaltung des Lebens überhaupt beruht, ist ihre Fähigkeit, neue Gebilde ihres Gleichen zu erzeugen und so zur Vervielfältigung des Lebens den Grund zu legen. Wie durch zahllose Beobachtungen immer sicherer gezeigt worden ist, entstehen neue Elementarorganismen nur in der Weise, dass Mutterzellen auf dem Wege der Selbsttheilung in zwei oder mehr Tochterzellen zerlegt werden. (Omnis cellula e cellula.) Dieser für die Erkenntniss des Lebens grundlegende Satz ist nach mühsamer Arbeit auf mannigfachen Umwegen und nach vielfachen Irrungen erreicht worden.

I. Geschichte der Zellenentstehung.

Schon Schleiden und Schwann (I. 28, 31) legten sich bei Ausarbeitung ihrer Theorieen die sich naturgemäss aufdrängende Frage vor: In welcher Weise entstehen die Zellen? Ihre Antwort, die sie auf Grund sehr lückenhafter und ungenauer Beobachtungen gaben, war eine verfehlte; sie liessen die Zellen, die sie mit Vorliebe Krystallen verglichen, sich wie Krystalle in einer Mutterlauge bilden. Die Flüssigkeit im Innern einer Pflanzenzelle bezeichnete Schleiden als Cytoblastem, als Keimstoff, als eine Art Mutterlauge. In dieser sollten junge Zellen dadurch entstehen, dass sich zuerst ein festes Körnchen bildet, der Nucleolus des Kerns, dass darauf um dasselbe sich eine Substanzschicht niederschlägt und indem Flüssigkeit zwischen beide dringt, zur Kernmembran wird. Der Kern ist wieder der Organisationsmittelpunkt für die Zelle, daher er auch Cytoblast genannt wird. Es wiederholt sich derselbe Process, wie bei der Bildung des Kerns um den Nucleolus. Der Cytoblast umgiebt sich mit einer durch Niederschlag aus dem Zellsaft entstandenen Membran, welche ihm anfangs dicht aufliegt, dann aber sich von ihm entfernt, indem wieder Flüssigkeit zwischen beide eindringt.

Schwann (I. 31) adoptirte die Schleiden'sche Theorie, verfiel aber dabei in einen zweiten, noch grösseren Irrthum. Er liess nämlich die jungen Zellen sich nicht allein im Innern von Mutterzellen entwickeln,

wie es Schleiden that, sondern auch ausserhalb derselben in einem organischen Stoff, welcher bei den Thieren als Intercellularsubstanz zwischen vielen Zellen vorgefunden wird und welchen er ebenfalls als Cytoblastem bezeichnete. Schwann lehrte also freie Zellbildung sowohl innerhalb als ausserhalb von Mutterzellen, eine wahre Urzeugung von Zellen aus formlosem Keimstoff.

Das waren schwere, fundamentale Irrthümer, von denen sich am raschesten die Botaniker losgesagt haben. Durch Mohl (VI. 47), Unger und besonders durch die vorzüglichen Untersuchungen Nägeli's (VI. 48) konnte schon im Jahre 1846 ein allgemeines Gesetz formulirt werden. Nach diesem Gesetz bilden sich neue Pflanzenzellen stets nur aus bereits vorhandenen, und zwar in der Weise, dass Mutterzellen durch einen Theilungsakt, wie ihn Mohl zuerst beobachtet hat, in zwei oder mehrere Tochterzellen zerfallen.

Viel hartnäckiger hat sich die Lehre von der Urzeugung von Zellen aus einem Cytoblastem in der thierischen Gewebelehre, namentlich auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie, erhalten, wo die Geschwulst- und Eiterbildung auf sie zurückgeführt wurde. Erst nach manchen Irrwegen und durch die Bemühungen von vielen Forschern, insbesondere von Kölliker (VI. 44. 45), Reichert (VI. 58. 59) und Remak (VI. 60. 61), wurde auch hier mehr Klarheit in die Frage der Zellengenese gebracht und zuletzt noch der Cytoblastemlehre das Schlagwort „Omnis cellula e cellula" durch Virchow (I. 33) entgegengestellt. Wie bei den Pflanzen existirt auch bei den Thieren keine Urzeugung von Zellen. Die vielen Milliarden von Zellen, aus denen z. B. der erwachsene Körper eines Wirbelthieres besteht, sind insgesammt hervorgegangen aus der unendlich oft wiederholten Theilung einer Zelle, des Eies, mit welchem das Leben eines jeden Thieres beginnt.

Ueber die Rolle, welche der Kern bei der Zelltheilung spielt, gelang es den älteren Histologen nicht, zur Klarheit zu gelangen. Mehrere Jahrzehnte lang standen sich zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer grösseren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht (die meisten Botaniker, Reichert (VI. 58), Auerbach (VI. 2a etc.) soll der Kern vor jeder Theilung verschwinden und sich auflösen, um in jeder Tochterzelle wieder von Neuem gebildet zu werden; nach der andern Ansicht dagegen (C. E. v. Baer, Joh. Müller, Remak VI. 60, Leydig, Gegenbaur, Haeckel V. 4b, van Beneden etc.) soll der Kern in den Theilungsprocess activ eingreifen, noch vor Beginn desselben soll er sich strecken und der spätern Theilungsebene entsprechend einschnüren und in zwei Hälften zerfallen, welche nach entgegengesetzter Richtung etwas auseinanderweichen. Dann soll sich auch der Zellkörper selbst einschnüren und in zwei Stücke trennen, für welche die beiden Tochterkerne Attractionscentren darstellen.

Jede dieser diametral entgegengesetzten Ansichten enthielt ein kleines Stück Wahrheit, keine entsprach dem wirklichen Vorgang, der den älteren Histologen zum Theil wegen der von ihnen angewandten Untersuchungsmethoden verborgen blieb. Erst in den letzten zwei Jahrzehnten ist die Erkenntniss des Zellenlebens durch die Erforschung der hochinteressanten Kernstructuren und Kernmetamorphosen bei der Zelltheilung durch Schneider VI. 66, Fol VI. 18. 19, Auerbach VI. 2a, Bütschli VI. 81, Strasburger VI. 71—73, O. u. R. Hertwig VI. 30—38,

Flemming VI. 13—17, van Beneden VI. 4a, 4b, Rabl VI. 53, Boveri VI. 6, 7 in eingreifender Weise gefördert worden. Ihre Untersuchungen, auf die ich in diesem Abschnitt noch öfters zurückkommen werde, haben zu dem allgemeinen Resultat geführt, dass der Kern ein permanentes Organ der Zelle ist, welchem eine sehr wichtige und namentlich bei der Theilung sich äussernde Aufgabe im Zellenleben zugefallen ist. Wie eine Zelle nicht durch Urzeugung entsteht, sondern direct auf dem Wege der Theilung von einer andern Zelle hervorgeht, so bildet sich auch der Kern niemals neu, sondern stammt immer von Substanztheilen eines andern Kernes ab. Das Schlagwort „Omnis cellula e cellula" findet eine Ergänzung durch den Zusatz „Omnis nucleus e nucleo". (Flemming VI. 12.)

Nach dieser historischen Einleitung wollen wir zuerst die Veränderungen, von denen der Kern bei der Theilung betroffen wird, alsdann die verschiedenen Arten der Zellvermehrung näher in das Auge fassen.

II. Der Process der Kerntheilung und die verschiedenen Arten desselben.

Bei jeder Vermehrung der Zellen spielen ihre Kerne eine Hauptrolle und fesseln in erster Linie das Interesse des Beobachters. Je nach den Veränderungen, die sie hierbei erleiden, unterscheidet man drei Arten der Kernvermehrung, die indirecte oder Kernsegmentirung, die directe (Flemming) oder Kernzerschnürung und die endogene Kernbildung.

1) Die Kernsegmentirung.

Mitose (Flemming). Karyokinese (Schleicher).

Dieselbe verläuft unter sehr complicirten und gesetzmässigen Erscheinungen, welche bei Thieren und Pflanzen und sogar bei vielen Protozoen in ganz auffallender Weise unter einander übereinstimmen.

Das Wesentliche des Processes besteht darin, dass die im ruhenden Kern vorhandenen, verschiedenen chemischen Substanzen (siehe Seite 34) sich schärfer voneinander trennen, typische Umlagerungen eingehen und unter Auflösung der Kernmembran mit dem Protoplasmakörper in eine nähere Wechselbeziehung treten. Besonders fällt hierbei die gesetzmässige Anordnung des Nucleïns in die Augen; auch ist dieselbe in ihren Einzelheiten bisher am genauesten und sichersten verfolgt worden, während betreffs des Schicksals der übrigen Kernsubstanzen noch Manches in Dunkel gehüllt ist.

Die ganze Nucleïnmenge des Kerns wandelt sich bei der Theilung in eine für jede Thierart constante Anzahl von feinen Fadenabschnitten um, welche untereinander nahezu gleich lang, meist gekrümmt und nach den einzelnen Thier- und Pflanzenarten von abweichender Form und Grösse sind; bald sehen sie wie Schleifen, wie Haken, wie Stäbchen oder, wenn sie sehr klein sind, wie Körner aus. Waldeyer (VI. 76) hat für die Fadenabschnitte aus Nucleïn die allgemein zutreffende Bezeichnung Chromosomen vorgeschlagen. Ich werde gewöhnlich für dieselben das bequemere und ebenso für alle einzelnen Fälle passende Wort „Kernsegmente" gebrauchen. Das Wort drückt zugleich das Wesentliche der indirecten Theilung aus, welches doch hauptsächlich darin besteht, dass das Nucleïn in Segmente

zerlegt wird. Desswegen scheint mir auch das Wort „Kernsegmentirung" dem längeren und weniger bezeichnenden Ausdruck „indirecte Kerntheilung" oder den für Nichtfachmänner unverständlichen Fremdwörtern „Mitose und Karyokinese" vorzuziehen zu sein.

Im Verlaufe der Theilung zerfallen die Kernsegmente durch eine Längsspaltung in je zwei, eine Zeit lang parallel verlaufende und noch eng verbundene Tochtersegmente. Dieselben weichen dann in zwei Gruppen auseinander und werden in gleicher Zahl auf die Tochterzellen vertheilt, wo sie die Grundlage für die bläschenförmigen Kerne derselben bilden.

Für den Process der Kernsegmentirung ist ferner charakteristisch 1) das Auftreten zweier Pole, welche allen Zellbestandtheilen als Mittelpunkte für ihre Anordnung dienen; 2) die Ausbildung der sogenannten Kernspindel; 3) die strahlige Anordnung des Protoplasmas um die beiden Pole.

Was die beiden Theilungspole anbetrifft, so erscheinen dieselben schon früh am bläschenförmigen Kern zu einer Zeit, wo seine Membran noch nicht aufgelöst ist und zwar in dem an die letztere unmittelbar angrenzenden Protoplasma. Sie liegen zu dieser Zeit dicht bei einander und bestehen aus zwei ausserordentlich kleinen Kügelchen einer schwer färbbaren Substanz, die vielleicht von Substanztheilen des Nucleolus abstammt. Die Kügelchen sind die schon früher beschriebenen Pol- oder Centralkörperchen (corpuscules polaires, Centrosomen). Später rücken sie allmählich, indem sie um die Kernoberfläche einen Halbkreis beschreiben, weiter auseinander, bis sie die entgegengesetzten Enden des Kerndurchmessers einnehmen.

Zwischen den Polkörperchen bildet sich die Kernspindel aus. Sie besteht aus zahlreichen, sehr feinen, parallel angeordneten Spindelfäserchen, die wahrscheinlich vom Liningerüst des ruhenden Kerns abstammen. In ihrer Mitte liegen sie etwas weiter auseinander, während sie mit ihren Enden nach den Polen zu convergiren, wodurch das Bündel der Fäserchen mehr oder minder die Form einer Spindel erhält. Die Spindel wird erst klein angelegt, wenn die Polkörperchen auseinander zu weichen beginnen, und ist dann schwer als ein dieselbe verbindender Substanzstreifen sichtbar zu machen. Mit zunehmender Entfernung der Pole wächst sie gleichfalls an Grösse heran und hebt sich dabei schärfer von ihrer Umgebung ab.

Um die Pole der Kernfigur beginnt sich auch der Protoplasmakörper der Zelle in einer Weise anzuordnen, als ob von ersteren gleichsam eine polare Wirkung ausgeübt würde. Es entsteht eine Figur wie um die Enden eines Magneten, die in Eisenfeilspähne eingetaucht sind. Das Protoplasma bildet zahlreiche, feine Fäden, welche sich in radiärer Richtung um die Polkörperchen als Mittelpunkte oder Attractionscentren herum gruppiren. Erst sind sie kurz und auf die allernächste Umgebung der Attractionscentren beschränkt. Während des Verlaufs des Theilungsprocesses aber werden sie immer länger, bis sie sich endlich durch den ganzen Zellkörper erstrecken. Die Protoplasmafigur um die Pole wird in der Literatur als Plasmastrahlung, Strahlenfigur, Stern, Sonne, wobei die Fäden den von einem Himmelskörper ausgehenden Lichtstrahlen verglichen werden, Attractionssphäre etc. beschrieben.

Das sind kurz die verschiedenartigen Elemente, aus denen sich die Kerntheilungsfiguren zusammensetzen. Polkörperchen, Spindel und die beiden Plasmastrahlungen werden von Flemming als der achromatische Theil

der Kerntheilungsfigur zusammengefasst und den verschiedenen Bildern, die durch Umordnung des Nucleïns entstehen und den chromatischen Theil der Figur bilden, gegenüber gestellt.

Alle einzelnen Bestandtheile der gesammten Theilungsfigur ändern sich durch Umgruppirung ihrer Elemente im Verlauf des ganzen Processes in gesetzmässiger Weise. Um sich besser zu orientiren, empfiehlt es sich, vier verschiedene Phasen zu unterscheiden, die sich überall in regelmässiger Folge ablösen.

Die erste Phase besteht in der Vorbereitung des ruhenden Kerns zur Theilung und führt zur Bildung der Kernsegmente, der Kernpole und der ersten Anlage der Spindel. In der zweiten Phase gruppiren sich die Kernsegmente nach Auflösung der Kernmembran zu einer regelmässigen Figur in der Mitte zwischen beiden Polen im Aequator der Spindel. In der dritten Phase vertheilen sich die Tochtersegmente, welche aus Längsspaltung der Muttersegmente schon in einer der vorausgegangenen Phasen entstanden sind, auf zwei Gruppen, die sich vom Aequator in entgegengesetzten Richtungen entfernen und bis in die Nähe der Kernpole auseinander weichen. Die vierte Phase führt zur Reconstruction bläschenförmiger, ruhender Tochterkerne aus den zwei Gruppen der Tochtersegmente und zur Theilung des Zellkörpers in zwei Tochterzellen.

Nach dieser allgemeinen Orientirung soll der Verlauf der Zelltheilung an einzelnen Beispielen in seinen Einzelheiten genauer beschrieben werden, dann soll zum Schluss in einem besonderen Abschnitt noch auf einzelne strittige Punkte näher eingegangen werden.

Im Thierreich sind die zum Studium geeignetesten und am häufigsten untersuchten Objecte die Gewebszellen junger Larven von Salamandra maculata und von Triton, die Samenzellen geschlechtsreifer Thiere, ferner die Furchungskugeln kleiner, durchsichtiger Eier, namentlich von Nematoden (Ascaris megalocephala) und von Echinodermen (Toxopneustes lividus). Im Pflanzenreich empfiehlt sich zur Untersuchung der protoplasmatische Wandbeleg aus dem Embryosack, namentlich von Fritillaria imperialis, die Entwicklung der Pollenzellen von Liliaceen etc.

a) Zelltheilung bei Salamandra maculata unter Zugrundelegung der Theilung der Samenmutterzellen. (Flemming VI. 13.)

Erste Phase. Vorbereitung des Kerns zur Theilung.

Bei Salamandra maculata gehen Veränderungen am ruhenden Kern schon geraume Zeit vor Beginn der Theilung vor sich. Die überall auf dem Liningerüst vertheilten Nucleïnkörnchen (Fig. 75 A) rücken an einzelnen Stellen dichter aneinander und ordnen sich zu gewundenen feinen Fäden an, die mit kleinen Zäckchen und Höckern bedeckt sind. Von diesen entspringen unter rechtem Winkel zahlreiche feinste Fäserchen, die nun sichtbar werdenden Strecken des Liningerüstes, von deren Oberfläche sich das Nucleïn zurückgezogen hat. Später werden die Nucleïnfäden noch deutlicher ausgeprägt und nehmen, indem die Zäckchen und Höcker schwinden, eine vollkommen glatte Oberfläche (Fig. 75 B) an. Da sie nach allen Richtungen den Kernraum in Windungen durchsetzen, erzeugen sie eine Figur, welche Flemming die Knäuelform (Spirem) bezeichnet hat. Viel dichter als in den Samenzellen ist der Knäuel in den Epithelzellen

von Salamandra, in denen der Faden zugleich auch viel feiner und länger ist (Fig. 76).

Darüber, ob Anfangs der Knäuel aus einem einzigen, langen Faden oder gleich aus einer grösseren Anzahl von solchen besteht, lauten die Angaben verschieden. Letzteres scheint mir mit Rabl (VI. 53) das Wahrscheinlichere zu sein.

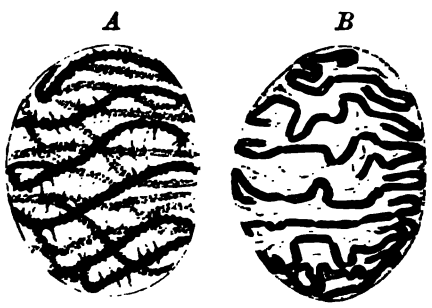


Fig. 75.

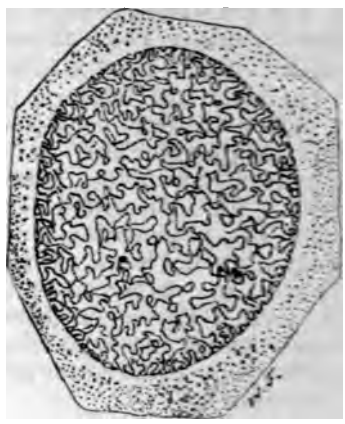


Fig. 76.

Fig. 75. *A* Ruhender Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata. Nach Flemming Taf. 23, Fig. 1. Aus Hatschek.

B Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata. Knäuelstadium. Der Kernfaden zeigt schon eine Längsspaltung. Schema nach Flemming Taf. 26, Fig. 1. Aus Hatschek.

Fig. 76. Epithelkern im Anfang der Theilung von der Mundbodenplatte des Kiemengerüstes einer Salamanderlarve. Enge Knäuelform. Zwei Nucleolenreste noch erhalten. Nach Flemming.

In der Färbbarkeit tritt gegen früher ein auffallender Unterschied ein. Je deutlicher und schärfer die Fäden ausgeprägt werden, um so stärker färben sie sich und um so energischer halten sie auch den Farbstoff fest, wie dies beim Gerüst des ruhenden Kernes nicht der Fall ist. Besonders bei Anwendung der Graham'schen Färbungsmethode lässt es sich erreichen, dass die ruhenden Kerne allen Farbstoff abgeben, während die in Vorbereitung zur Theilung begriffenen und die sich theilenden Kerne allein durch ihre starke Färbung die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich ziehen.

In den Anfangsstadien der Knäuelbildung sind die Nucleolen noch vorhanden, verkleinern sich aber allmählich und sind bald spurlos verschwunden, ohne dass es bis jetzt gelungen ist, ganz sicher zu erforschen, was aus ihrer Substanz geworden ist.

Während der Ausbildung des Knäuels kann man bei sorgsamer Beobachtung an der Oberfläche des Kerns eine kleine Stelle erkennen, welche während des weiteren Processes sich immer deutlicher markirt und von Rabl als Polfeld bezeichnet wird (Fig. 77). Die ihr vis-à-vis gelegene Oberfläche des Kerns ist die Gegenpolseite. Nach ihnen beginnen sich die Nucleïnfäden immer deutlicher zu orientiren. Von der Gegenpolseite kommend, ziehen sie bis in die Nähe des Polfeldes, „biegen hier schleifenförmig um und kehren dann wieder in vielen

kleinen, unregelmässigen, zackigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurück". Im weiteren Verlauf werden die Fäden kürzer und entsprechend dicker, sie sind weniger gewunden, und rücken etwas weiter auseinander, so dass jetzt der ganze Fadenknäuel viel lockerer geworden ist. Ihre Schleifenform tritt immer deutlicher hervor. Die Gesammtzahl der Schleifen oder Kernsegmente lässt sich in günstigen Fällen auf 24 bestimmen, eine Zahl, welche für die Gewebszellen und die Ursamenzellen von Salamandra und Triton gesetzmässig ist.

Gleichzeitig haben sich im Polfeld wichtige Gebilde der Kernfigur, die beiden Polkörperchen und die Spindel, angelegt. Dieselben sind auf diesem Stadium wegen ihrer geringen Färbbarkeit, ihrer Kleinheit und Zartheit schwer sichtbar zu machen, da sie schon durch Körnchen, die sich im Protoplasma in ihrer Umgebung ansammeln, mehr oder minder verdeckt werden können. Nach Flemming und Hermann lassen sich an gelungenen Präparaten zwei dicht bei einander gelegene Polkörperchen beobachten, welche wahrscheinlich durch Theilung eines ursprünglich einfachen Kügelchens ihren Ursprung genommen haben. Zwischen ihnen tritt in Form verbindender Fäden die erste Anlage der späteren Spindel auf.

Zweite Phase der Theilung.

Der Beginn der zweiten Phase lässt sich am besten wohl von der Zeit an rechnen, wo die Kernmembran undeutlich wird und sich auflöst. Indem der Kernsaft sich gleichmässig im Zellkörper vertheilt, kommen die Kernsegmente jetzt mitten in das Protoplasma zu liegen (Fig. 78). In

Fig. 77.

Fig. 78.

Fig. 77. Schematische Darstellung eines Kerns mit dem Polfeld, in welchem zwei Polkörperchen und die Spindel entstehen. Nach Flemming Taf. 39, Fig. 37.

Fig. 78. Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata in Vorbereitung zur Theilung. Anlage der Spindel zwischen den beiden Polkörperchen. Nach Hermann (VI. 29) Taf. 31, Fig. 7.

ihrer Nähe befinden sich die beiden Polkörperchen, die jetzt weiter auseinander rücken. In demselben Maasse nimmt zwischen ihnen die Spindelanlage an Ausdehnung und Deutlichkeit zu und zeigt sich aus zahlreichen, feinsten Fäserchen zusammengesetzt, die sich continuirlich von einem Polkörperchen zum andern erstrecken, wie die von Hermann dargestellten Präparate so schön zeigen. Jetzt beginnt auch von den

Polen der Kernfigur sich ein Einfluss auf das umgebende Protoplasma geltend zu machen. Zahlreiche Protoplasmafädchen gruppiren sich in radiärer Richtung um je ein Polkörperchen als Mittelpunkt herum und zwar so, dass sie vorzugsweise nach der Gegend, wo die Kernsegmente liegen, ausstrahlen und sich an ihrer Oberfläche anzusetzen scheinen. Rasch vergrössert sich von hier an die Spindel, bis sie die ansehnlichen Dimensionen der Figur 79 erreicht hat.

Währenddem verändert sich auch die chromatische Figur von Grund aus (Fig. 79). Die Kernsegmente sind noch um ein Erhebliches kürzer und dicker geworden, sie legen sich um die Mitte der Spindel als ein vollständig geschlossener Ring herum und gehen jetzt die von Flemming als Mutterstern beschriebene, regelmässige Anordnung ein. An den Segmenten ist die Schleifenform auf das Deutlichste ausgeprägt. Ohne Ausnahme haben sie sich so orientirt, dass die Winkel der Schleifen gegen die Spindelaxe, ihre beiden Schenkel dagegen nach der Oberfläche der Zelle gekehrt sind. Alle 24 Schleifen liegen ziemlich genau in einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Spindel hindurchgeht, als Aequatorialebene bezeichnet werden kann und mit der später auftretenden Theilungsebene identisch ist. Von einem der beiden Pole aus betrachtet, hat die chromatische Figur „die Form eines Sterns, dessen Strahlen von den Schenkeln der Schleifen gebildet werden und dessen Mitte das Bündel achromatischer Fäden, das die Kernspindel aufbaut, durchsetzt". Bei dieser Ansicht lassen sich die Kernsegmente am besten überblicken und ihre Zahl sich auf 24 bestimmen.

Fig. 79. Schematische Darstellung der Kernsegmentirung nach FLEMMING. Stadium, auf welchem die Kernsegmente im Aequator der Spindel angeordnet sind. Aus HATSCHEK.

In die zweite Phase fällt noch ein sehr wichtiger Vorgang. Wenn man an gut conservirten Präparaten und bei starker Vergrösserung die Kernsegmente (Fig. 79) genauer untersucht, so wird man wahrnehmen, dass ihrer Länge nach ein feiner Spalt durch sie hindurchgeht und dass in Folge dessen jetzt jeder Mutterfaden in zwei genau parallel verlaufende und dicht zusammenliegende Tochterfäden zerlegt ist. Da früher bei der Anlage der Fäden aus dem Kerngerüst von dieser Structur nichts zu sehen war, muss sie sich erst nachträglich ausgebildet haben. Meist tritt die Längsspaltung schon in der Phase des lockern Knäuels ein (Fig. 75 *B*.), stets ist sie in der zweiten Phase (des Muttersterns) vollendet und am schärfsten ausgeprägt. Der ganze Vorgang, welcher zuerst von Flemming (VI. 12, 13) bei Salamandra entdeckt, an diesem und andern Objecten von v. Beneden (VI. 4a), Heuser (VI. 39), Guignard (VI. 23), Rabl (VI. 53) und vielen anderen bestätigt worden ist, scheint bei der indirecten Kerntheilung überall vorzukommen und ist für das Verständniss des Theilungsprocesses von der grössten Wichtigkeit, wie bei der theoretischen Beurtheilung desselben später gezeigt werden wird.

Dritte Phase der Theilung.

Die dritte Phase der Theilung ist dadurch ausgezeichnet, dass sich die äquatorial gelegene, einfache Gruppe der Muttersegmente in zwei

Gruppen von Tochtersegmenten sondert, welche nach entgegengesetzten Richtungen auseinander weichen und in die Nähe der beiden Pole der Kernfigur zu liegen kommen (Fig. 80, *A B C*). Aus dem Mutterstern

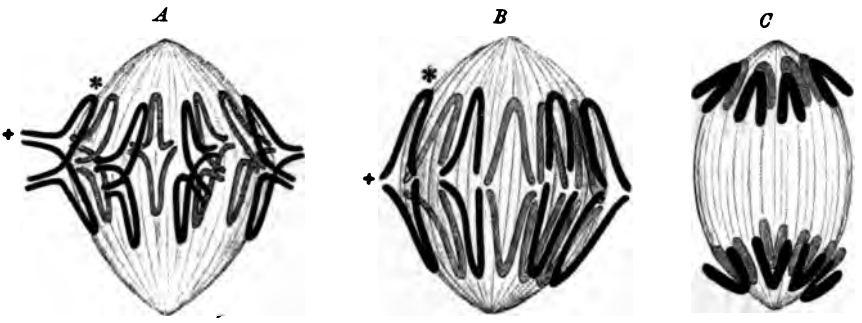


Fig. 80. Schematische Darstellung der Kernsegmentirung nach FLEMMING. Die Tochtersegmente weichen nach den Polen in zwei Gruppen auseinander. Aus HATSCHEK.

entstehen, wie Flemming sich ausdrückt, die beiden Tochtersterne. Der schwer zu beobachtende Vorgang vollzieht sich im Einzelnen in folgender Weise:

Die durch Längsspaltung entstandenen Tochtersegmente je eines ursprünglichen Muttersegments trennen sich an dem Winkel der Schleife, welcher der Spindel zugekehrt ist, voneinander und weichen nach den Polkörperchen zu auseinander, während sie an den Schenkelenden noch eine Zeit lang in Zusammenhang bleiben. Schliesslich erfolgt auch hier eine Trennung. Aus den 24 Mutterschleifen sind 2 Gruppen von je 24 Tochterschleifen entstanden, die bis auf einen geringen Abstand an die Polkörperchen heranrücken und dann in ihrer Bewegung Halt machen. Nie kommen sie an die Pole selbst zu liegen. Zwischen den beiden Gruppen spannen sich feine „Verbindungsfäden" aus, deren Ursprung wohl auf die Spindelfasern zurückzuführen ist.

Die einzelnen Schleifen haben „ihre Winkel nach den Polen, ihre Schenkel theils schräg, theils senkrecht gegen die Aequatorialebene gekehrt". Sie sind ihrer Entstehung gemäss Anfangs viel dünner als die Mutterfäden, verkürzen sich aber von jetzt ab und werden dementsprechend dicker. Bei der Entstehung der Tochtersterne liegen sie ziemlich lose nebeneinander, dann rücken sie dichter zusammen, so dass sich ihre Anzahl und ihr Verlauf wieder schwieriger und nur ausnahmsweise feststellen lässt.

Vierte Phase der Theilung.

Während der vierten Theilungsphase wandelt sich allmählich jede Gruppe von Tochtersegmenten wieder in einen bläschenförmigen, ruhenden Kern um (Fig. 81). Die Fäden rücken noch enger zusammen, krümmen sich stärker und werden dicker, sie erhalten eine rauhe und zackige Oberfläche, indem sie kleine Fortsätze nach Aussen hervorstrecken. Um die ganze Gruppe herum bildet sich eine zarte Kernmembran aus. Die Strahlung um das Polkörperchen wird allmählich schwächer und ist bald ganz geschwunden. Auch das Polkörperchen und die Spindelfasern sind schliesslich nicht mehr nachzuweisen. Was aus ihnen wird, ist noch nicht mit genügender Sicherheit aufgeklärt.

Wie ihre Entstehung ist auch ihr Schwund in Dunkel gehüllt. In der Gegend des früheren Polkörperchens zeigt der in Reconstruction begriffene Tochterkern eine Delle; Rabl erblickt in ihr das Eingangs beschriebene Polfeld des sich zur Theilung anschickenden Kerns und vermuthet, dass sich in ihr das Polkörperchen in das Protoplasma des Zellenleibes eingeschlossen erhält. Allmählich schwillt der Kern durch Aufnahme von Kernsaft mehr an, wird kuglig und erhält wieder das Gerüstwerk des ruhenden Kerns mit unregelmässig vertheilten, kleineren und grösseren Nucleïnkörnchen. Auch ein oder mehrere Nucleolen sind während der Reconstruction im Gerüstwerk wieder zum Vorschein gekommen, doch ist es noch nicht gelungen, über ihre Herkunft Sicheres zu ermitteln.

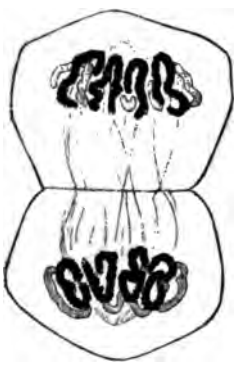


Fig. 81. Schematische Darstellung der Kernsegmentirung nach FLEMMING. Aus den Tochtersegmenten beginnt sich der ruhende Kern zu bilden. Aus HATSCHEK.

Wenn am Anfang der vierten Phase die beiden Tochtersterne am weitesten auseinander gerückt sind und zur Umwandlung in die Tochterkerne die einleitenden Schritte thun, kommt es auch zur Theilung des Zellkörpers selbst. Die Strahlungen an den Polkörperchen haben dann ihre grösste Ausdehnung erreicht. Jetzt macht sich eine kleine Furche an der Oberfläche des Zellkörpers bemerkbar, entsprechend einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Kernaxe, welche die beiden Polkörperchen verbindet, hindurchgeht und als Theilungsebene schon oben bezeichnet wurde. „Die Furche beginnt einseitig, greift nach und nach um den Aequator herum, bleibt aber auf der Seite, wo sie begann, tiefer als auf der entgegengesetzten" (Flemming). Die ringförmige Einschnürung schneidet bald immer tiefer in den Zellkörper ein und zerlegt ihn schliesslich vollständig in zwei nahezu gleich grosse Hälften, von denen eine jede einen in Reconstruction begriffenen Tochterkern einschliesst. Mit Beendigung der Durchschnürung beginnt die Strahlung an den Polen zu erlöschen.

An vielen Objecten sind die oben erwähnten Verbindungsfasern zwischen den Tochterkernen bis zur Vollendung der Theilung nachzuweisen. Sie werden dann auch bei der Zerschnürung des Zellkörpers in ihrer Mitte durchgetrennt. Zu dieser Zeit kann zuweilen in ihrer Mitte eine geringe Anzahl sich scharf färbender Kügelchen bemerkt werden, die Flemming (VI, 13[II]) Zwischenkörperchen nennt und als ein muthmaassliches Aequivalent der bei Pflanzen besser ausgebildeten Zellplatte deutet.

b) Theilung der Eizellen von Ascaris megalocephala und Toxopneustes lividus.

In den Eiern von Ascaris zeichnen sich die Kerne durch die Grösse und Deutlichkeit der Polkörperchen und durch die geringe Anzahl der Kernsegmente aus, die bei einer Art vier, bei einer andern Art sogar nur zwei beträgt. Besonders deutlich ist an diesem Object ein sehr wichtiges Phänomen, die Vermehrung der Polkörperchen durch Selbsttheilung, zu beobachten. Am besten nehmen wir die Untersuchung zu der Zeit auf, wo sich das Ei zum ersten Male gefurcht hat und sich zu

beiden Seiten der Theilungsebene aus den vier Kernschleifen wieder ein bläschenförmiger, unregelmässig conturirter Kern hervorbildet (Fig. 82). Derselbe besitzt mehrere lappenförmige Fortsätze an der Gegenpolseite und zeigt das Nucleïn in einem lockeren Gerüstwerk ausgebreitet. In der Gegend des früheren Poles der Theilungsfigur ist noch das Polkörperchen zu erkennen, eingehüllt in körniges Protoplasma, welches gegen die Dottermasse des Eies absticht und von v. Beneden als Attractionssphäre, von Boveri als Archoplasma beschrieben wird.

Ehe nun überhaupt der Kern zur vollen Ruhe zurückgekehrt ist, ja zuweilen sogar vor Abschluss der ersten Theilung, setzen schon wieder die Vorbereitungen zur zweiten Theilung ein; sie beginnen mit Veränderungen des Polkörperchens (Fig. 84). Dasselbe streckt sich parallel zur ersten Theilungsebene in die Länge, wird bisquitförmig und theilt sich, wie v. Beneden (VI. 4b) und Boveri (VI. 6. 1888) entdeckt haben, durch Einschnürung in zwei Tochterpolkörperchen, die eine Zeit lang noch von einer gemeinsamen, körnigen Sphäre eingeschlossen sind. Hierauf rücken die beiden Polkörperchen etwas weiter auseinander (Fig. 83), was die Trennung ihrer gemeinsamen Strahlensphäre in zwei besondere Sphären zur Folge hat.

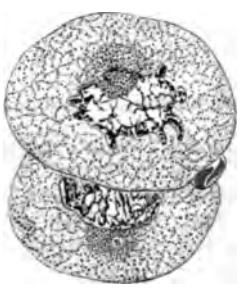


Fig. 82.

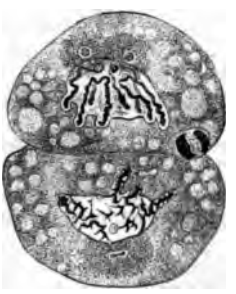


Fig. 83.

Fig. 84.

Fig. 82. Zweigetheiltes Ei von Ascaris megalocephala; die Kerne im Ruhezustand; Polkörperchen jederseits noch einfach. Nach Boveri Taf. IV, Fig. 74.

Fig. 83. Zweigetheiltes Ei von Ascaris megalocephala. Die Kerne in Vorbereitung zur Theilung begriffen. Die Polkörperchen getheilt. Nach Boveri Taf. IV, Fig. 75 u. 76.

Fig. 84. Zwei Tochterkerne am Anfange der Reconstruction mit lappigen Fortsätzen. Die Polkörperchen vermehren sich durch Selbsttheilung. Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 13.

Die Theilung des Polkörperchens giebt das Signal, dass auch der Kern, noch ehe er ganz zur Ruhe zurückgekehrt ist, gleich wieder in die folgende Theilungsphase eintritt (Fig. 83). Das Nucleïn zieht sich aus dem Gerüst in vier lange Schleifen zusammen, die erst mit Zacken bedeckt sind, dann eine glatte Contur erhalten. Die vier Schleifen sind ähnlich orientirt, wie die Tochtersegmente nach der ersten Theilung, so dass Boveri (VI. 6) der schon von Rabl (VI. 53) aufgestellten Ansicht zuneigt, dass sie aus der Substanz der letzteren sich direct ableiten und auch im Zustand der Ruhe eine selbständige Individualität bewahren. Die Schleifenwinkel sind nach dem ursprünglichen Pol (dem Polfeld bei Salamandra), die kolbig angeschwollenen Schenkelenden nach der Gegenpolseite hin gewandt.

Jetzt beginnt die zweite Phase der Theilung. Die Polkörperchen rücken mit ihren Sphären weit auseinander und nehmen eine solche Stellung ein, dass die sie verbindende Axe entweder etwas schräg oder parallel zur ersten Theilungsebene zu liegen kommt. Die Kernmembran löst sich auf. Die vier Segmente ordnen sich in der früher beschriebenen Weise im Aequator zwischen beiden Polkörperchen an, in deren Umgebung jetzt eine deutliche Strahlung im Protoplasma entstanden ist: sie bieten, vom Pol aus gesehen, das in Figur 85 *A* dargestellte Bild dar. Es folgt die Längsspaltung der vier Segmente und der Eintritt in die dritte Phase der Theilung (Fig. 85 *B*). Die durch Spaltung entstandenen Tochtersegmente trennen sich und weichen nach den beiden Polen zu auseinander. E. van Beneden (VI. 4 b) und Boveri (VI. 6) lassen hierbei die Spindelfasern eine active Rolle spielen (Fig. 86). Nach

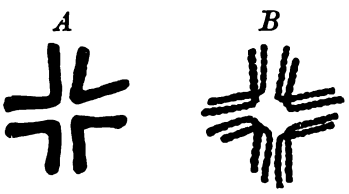


Fig. 85.

Fig. 86.

Fig. 85. *A* **Vier Muttersegmente vom Pol der Kernfigur aus gesehen.** Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 16
B **Längsspaltung der vier Muttersegmente in acht Tochtersegmente.** Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 17.

Fig. 86. Zusammensetzung der Spindel aus zwei Halbspindeln, deren Fasern sich an die Tochtersegmente ansetzen. Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 8.

ihrer Meinung ist die Spindel bei Ascaris aus zwei voneinander unabhängigen Halbspindeln zusammengesetzt. Jede besteht aus zahlreichen Protoplasmafasern, die nach dem Polkörperchen zu convergiren und sich an ihm mit ihren Enden anheften, während die entgegengesetzten Enden divergiren, an die Kernschleifen herantreten und sich an verschiedenen Punkten der ihnen zugekehrten Tochtersegmente festsetzen. Durch zunehmende Verkürzung dieser Fasern in Folge von Contraction sollen nach van Beneden und Boveri die vier Tochtersegmente voneinander getrennt und nach den Polkörperchen geradezu hingezogen werden.

In der vierten Phase erfolgt die Durchschnürung des Zellkörpers und die Reconstruction des Tochterkerns. Nach van Beneden geschieht dieselbe in der Weise (Fig. 87), dass die vier chromatischen Schleifen *(A)* aus dem Protoplasma Flüssigkeit, die Kernsaft wird, aufnehmen; sie durchtränken sich mit derselben wie ein Schwamm und schwellen daher zu dicken Schläuchen *(B)* auf. Das Nucleïn vertheilt sich in Körnern, die durch feine Fäden verbunden und namentlich an der Oberfläche der Schläuche gelegen sind. Diese rücken mit ihren mittleren Abschnitten dicht zusammen und verschmelzen hier untereinander. So entsteht ein bläschenförmiger, gelappter, von Kernsaft durchtränkter Kern (Fig. 87 *C*), der sich gegen das Protoplasma mit einer Membran abgrenzt und die chromatische Substanz wieder auf einem feinen Gerüst vertheilt zeigt.

Während die Eier von Ascaris für das Studium der Polkörperchen und der Kernsegmente besonders geeignet sind, bieten die kleinen Eier

der Echinodermen (Hertwig VI. 30a, Fol. VI. 19a) und einzelner wirbelloser Thiere wieder andere Vortheile für das Studium dar; so zeigen sie uns namentlich schön auch bei Untersuchung der lebenden Zelle die Strahlungserscheinungen im Protoplasma ausgebildet. Es sei daher auch hierauf noch etwas näher eingegangen.

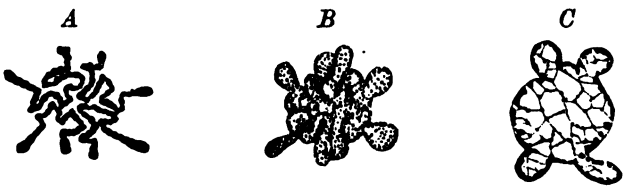


Fig. 87. *A* **Eine Gruppe von vier Tochtersegmenten vom Pol aus gesehen. Die Endanschwellungen der Schleifen sind sehr ausgeprägt.** Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 19.

B **Reconstruction des Kerns auf Kosten der vier Tochtersegmente.** Schematisch nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 20.

C **Ruhestadium des Kerns vom Pol aus gesehen.** Nach v. Beneden und Neyt Taf. VI, Fig. 21.

Wenige Minuten nach der Befruchtung (Fig. 88) sieht man am lebenden Echinodermen-Ei den kleinen, kugligen Furchungskern als ein helles Bläschen in der Mitte des Dotters gelegen und von Protoplasmastrahlen, wie eine Sonne von ihren Lichtstrahlen, umgeben. — Die Strahlung tritt während des Lebens an unserem Object deswegen so klar hervor, weil die zahlreichen, im Dotter eingelagerten kleinen Körnchen der strahligen Anordnung des Protoplasmakörpers passiv folgend ebenfalls in radiären Reihen angeordnet sind. Nach kurzer Zeit beginnt dieses in den Befruchtungsvorgängen seine Erklärung findende Strahlensystem zu erblassen und sich allmählich in zwei an entgegengesetzten Punkten des Kerns auftauchende Strahlensysteme umzubilden, die erst klein beginnen, dann von Minute zu Minute deutlicher ausgeprägt und grösser werden und sich schliesslich wieder über die ganze Dotterkugel ausdehnen und dieselbe in zwei um je ein Attractionscentrum herum strahlig angeordnete Massen zerlegen (Fig. 89).

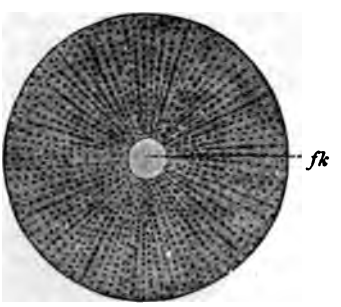


Fig. 88. Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung. Aus O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 20.

Ei und Samenkern sind zum Furchungskern (*fk*) verschmolzen, der im Centrum einer Protoplasmastrahlung liegt.

In der Mitte der beiden Strahlungen unterscheidet man bei ihrem Auftauchen einen kleinen, homogenen Fleck, der sich an die Kernoberfläche anschmiegt und frei von Körnchen ist. In ihm ist das Polkörperchen eingeschlossen, welches sich am lebenden Object der Wahrnehmung vollständig entzieht.

Je mehr die Strahlungen deutlicher werden und sich in die Nachbarschaft weiter ausdehnen, um so mehr nehmen in der Umgebung der Polkörperchen die Ansammlungen von homogenem, ganz körnerfreiem Protoplasma zu und rücken allmählich mit den Polen weiter auseinander.

Da zu dieser Zeit auch der Kern seine bläschenförmige Beschaffenheit verliert und die für andere Objecte schon beschriebene Spindelstructur annimmt, die sich während des Lebens wegen ihrer Feinheit der Beobachtung ganz entzieht, entsteht im körnigen Dotter das in Figur 89 dargestellte, ausserordentlich charakteristische Bild, welches man passender Weise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann. Die beiden Ansammlungen homogenen Protoplasmas, in deren Mitte die Pole der Theilungsfigur eingeschlossen sind, entsprechen den Köpfen der Hantel. Der die letzteren verbindende, körnchenfreie Streifen zeigt die Stelle an, wo auf den vorausgehenden Stadien der jetzt unsichtbar gewordene Kern gelegen war, der sich zur Spindel umgewandelt hat, welche mit ihren Enden bis zu den Polkörperchen heranreicht. Um die homogene Hantelfigur herum ist die körnige Dottermasse in zwei Strahlensystemen angeordnet, welchen Fol den Namen Amphiaster oder Doppelstern gegeben hat.

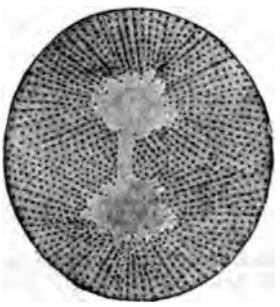


Fig. 89. Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Theilung. Nach dem lebenden Object gezeichnet. Aus O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 27.

Der Kern ist im frischen Zustand nicht mehr zu sehen, an seiner Stelle ist eine Hantelfigur entstanden.

Jetzt beginnt sich das Anfangs rein kuglige Ei in der Richtung der Axe der Hantelfigur etwas in die Länge zu strecken und in die Endphase der Theilung rasch einzutreten (Fig. 90 *A*). Entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Hantelfigur senkrecht zu ihrer Längsaxe hindurchlegen kann, bildet sich an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche aus. Dieselbe schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz

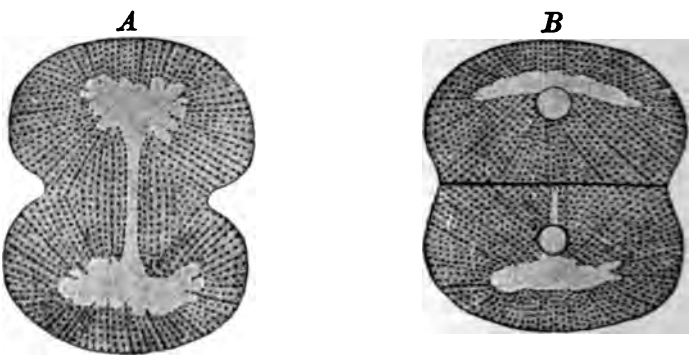


Fig. 90. Ei eines Seeigels im Moment der Theilung. Aus O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 29.

A Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbirt ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.

B Ei eines Seeigels nach der Zweitheilung. In jedem Theilproduct ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Beide Figuren sind nach dem lebenden Object gezeichnet.

ein und zerlegt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente, die Hälfte der Hantelfigur und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche, in der Gegend des Hantelstieles, aneinander. Nach Beendigung der Theilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Theilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, dass eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 90 *B*).

Währenddem wird am lebenden Object auch der Kern wieder sichtbar. Etwa in der Gegend, wo Hantelstiel und Hantelkopf in einander übergehen, also in einiger Entfernung von dem Polkörperchen, tauchen einige kleine Vacuolen auf, die sich dadurch bilden, dass sich die Tochterkernsegmente mit Kernsaft durchtränken. Sie verschmelzen dann in sehr kurzer Zeit untereinander zu einem kugligen Bläschen, dem Tochterkern (Fig. 90 *B*). Die strahlige Anordnung des Protoplasma wird immer undeutlicher und macht, wenn die Zelle sich rasch wieder zur nächsten Theilung anschickt, einer neu sich ausbildenden Doppelstrahlung Platz.

Zur Untersuchung mit Reagentien und namentlich zum Studium der chromatischen Figuren sind die Echinodermeneier viel weniger als die Ascariseier geeignet. Es sind nämlich bei ihnen die schleifenförmigen Kernsegmente sehr klein und zahlreich, so dass sie selbst noch bei starken Vergrösserungen den Anblick kleiner Körnchen darbieten. So giebt uns Figur 91 die Darstellung einer Spindel nach Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen; sie entspricht etwa dem in Figur 89 abgebildeten Zustand des lebenden Eies, zu dessen Ergänzung sie dienen kann.

Der Durchschnürungsprocess nimmt an sehr grossen Eiern, bei denen viel Dottermasse zu bewältigen ist, wie zum Beispiel bei den Froscheiern, geraume Zeit für sich in Anspruch, so dass die zweite Theilung schon beginnen kann, noch ehe die erste ganz vollendet ist. Bei den Froscheiern lässt sich hierbei eine interessante Erscheinung beobachten, welche in der Literatur unter dem Namen des Faltenkranzes (VI. 68) beschrieben worden ist (Fig. 92). Die erste Furche beginnt zunächst auf

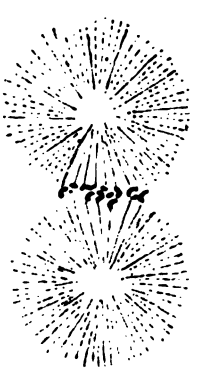


Fig. 91.

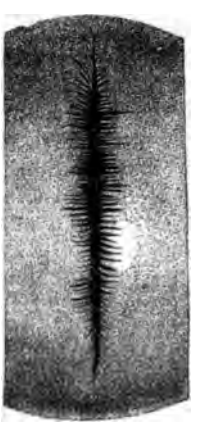


Fig. 92.

Fig. 91. Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus. 1 Stunde 20 Minuten nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt.

Fig. 92. Stück von der oberen Hemisphäre eines Eies von Rana temporaria eine Viertelstunde nach dem Sichtbarwerden der ersten Furche, zur Zeit, wo der Strahlenkranz am schärfsten und schönsten ausgebildet ist. Nach Max Schultze Taf. I, Fig. 2.

der nach oben gekehrten, schwarz pigmentirten Hemisphäre des Eies in einem kleinen Bezirk aufzutreten, sie nimmt, indem sie in die Substanz tiefer einschneidet, an Länge zu und dehnt sich im Laufe einer halben Stunde um die ganze Peripherie der Kugel aus, so dass sie auf der nach abwärts gekehrten, hellen Fläche am spätesten sichtbar wird und von hier aus auch am wenigsten tief in den Dotter eindringt. Bei ihrem Auftreten erscheint nun die erste Furche nicht glatt, sondern sie ist — am deutlichsten zur Zeit, wo sie ein Drittheil der Länge des Eiumfanges erreicht hat — mit zahlreichen kleinen Furchen besetzt, welche meist unter rechtem Winkel zu beiden Seiten in sie einmünden (60—100 auf jeder Seite, Fig. 92). So entsteht ein höchst anziehendes Bild, vergleichbar einem langen, tiefen Gebirgsthal, von welchem nach beiden Seiten kleine, kurze Seitenthäler in grosser Zahl abgehen. Je weiter die Theilung fortschreitet und die Hauptfurche tiefer wird, um so mehr nehmen die Seitenfurchen an Zahl ab und verschwinden endlich ganz.

Der so eigenthümlich und scharf ausgebildete Faltenkranz ist ein Phänomen, welches mit der Zusammenziehung des Protoplasma bei der Einschnürung zusammenhängt.

c) Theilung pflanzlicher Zellen.

Um die grosse Uebereinstimmung im Verlauf des Kerntheilungsprocesses im Thier- und Pflanzenreich zu veranschaulichen, diene der protoplasmatische Wandbeleg des Embryosackes von Fritillaria imperialis. Es ist dies ein zum Studium der Kernfiguren ausserordentlich geeignetes Object — nicht minder empfiehlt sich auch der Embryosack anderer Liliaceen — weil das Protoplasmahäutchen ungemein dünn ist und, zu geeigneten Zeiten untersucht, sehr viele Kerne auf verschiedenen Phasen der Theilung beherbergt (Strasburger VI. 71—73, Guignard VI. 23).

Der grosse, ruhende Kern besitzt ein feinmaschiges Liningerüst (Fig. 93 *A*), auf dessen Oberfläche zahlreiche, kleine Nucleïnkörnchen ziemlich gleichmässig vertheilt sind. Die Nucleolen sind in Mehrzahl vorhanden, sie sind von verschiedener Grösse und liegen zwischen den Maschen des Gerüstwerks, denselben anhängend. Bei der Vorbereitung zur Theilung lässt Strasburger sich das ganze Gerüstwerk in einige vielfach gewundene, ziemlich dicke Fäden umbilden; er beschreibt an ihnen eine ähnliche Querstreifung (*C*), wie sie Balbiani (II. 3) an Kernen von Chironomuslarven (Fig. 27) beobachtet hat, und erklärt dieselbe in der Weise, dass der Faden aus vielen, hintereinander aufgereihten Nucleïnscheiben aufgebaut sei, zwischen welche sich dünne Scheidewände von Linin trennend hineinschieben.

Im weiteren Verlauf löst sich die Kernmembran auf, die Nucleolen zerfallen in kleinere Körnchen und verschwinden, die Nucleïnfäden verkürzen und verdicken sich und liefern 24 Kernsegmente; es bildet sich eine typische, aus zahlreichen, feinsten Fasern zusammengesetzte Spindel aus, in deren Mitte sich die Kernsegmente zum Kranz anordnen (Fig. 93 *D*). An den beiden Enden der Spindel hat Guignard neuerdings auch zwei Polkörperchen mit ihren Strahlensphären nachgewiesen.

Auf dem Höhepunkte des Theilungsprocesses spalten sich die Kernsegmente ihrer Länge nach. Dann weichen die Tochtersegmente nach den beiden Polen zu, je 24 nach jeder Seite, auseinander (*E*) und liefern so die Grundlage für die Tochterkerne, die sich wieder in ähnlicher Weise.

wie es für Salamandra maculata beschrieben wurde, anlegen. Sowie die Tochterkerne bläschenförmig werden, treten mehrere Nucleolen in ihnen auf.

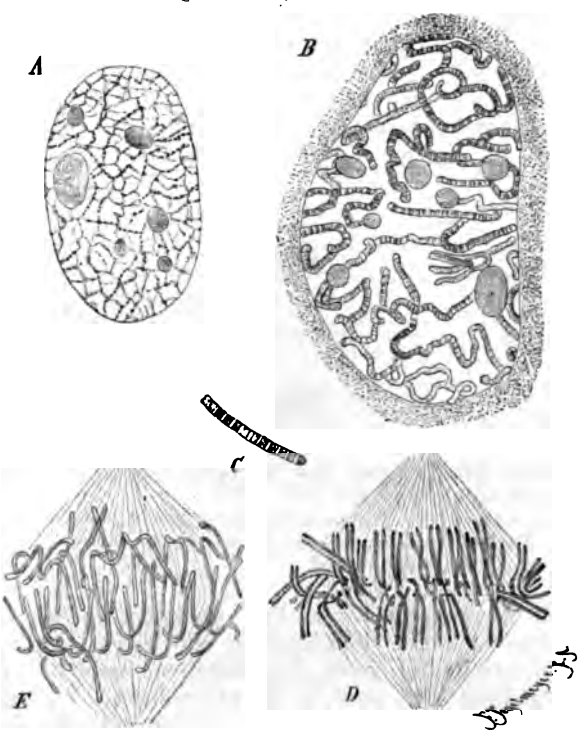


Fig. 93. Fritillaria imperialis. Ein ruhender Zellkern und Theilungsphasen der Zellkerne, dem freigelegten protoplasmatischen Wandbeleg der Fig. 123 entnommen. Nach STRASBURGER, Botan. Prakticum Fig. 191.

A Ein ruhender Zellkern, *B* ein dickfadiger, noch unsegmentirter Knäuel, *C* ein Stück dieses Kernfadens, stärker vergrössert, *D* eine Kernspindel mit längs gespaltenen Segmenten, *E* die Trennung und Umlagerung der Tochtersegmente.

A, *B*, *D* und *E* 800mal, *C* 1100mal vergrössert.

Wenn sich bisher eine vollständige Uebereinstimmung mit der thierischen Kerntheilung ergeben hat, so zeigt sich uns jetzt am Schluss des ganzen Processes noch eine bemerkenswerthe und interessante Abweichung in der Entstehung der sogenannten Zellplatte. Zum Studium derselben sind Theilstadien von Pollenmutterzellen und andere Objecte geeigneter als der bisher der Beschreibung zu Grunde gelegte Embryosack von Fritillaria, da es bei diesem nach der Kerntheilung nicht gleich zu einer Zelltheilung kommt.

Die folgende Darstellung bezieht sich daher auf Pollenmutterzellen von Fritillaria persica (Fig. 94). Wenn bei diesen die Tochtersegmente in zwei Gruppen auseinandergewichen sind, so spannen sich zwischen ihnen feine Verbindungsfäden aus, die Strasburger (VI. 73) von den mittleren Abschnitten der Spindelfasern ableitet (Fig. 94 *f*). In der Mitte der Verbindungsfäden entstehen nach kurzer Zeit kleine Anschwellungen, die als glänzende Körner erscheinen (Fig. 94 *g*). Sie sind höchst regelmässig so angeordnet, dass sie auf dem optischen Durchschnitt in einer Reihe nebeneinander zu liegen kommen. In ihrer Gesammtheit stellen sie also eine aus Körnchen zusammengesetzte, in

der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen in der Theilungsebene gelegene Scheibe dar, welcher Strasburger den Namen „Zellplatte" gegeben hat. Ein Rudiment derselben bei thierischen Zellen glaubt Flemming (VI. 13 II) in den oben (S. 152) beschriebenen, an einzelnen Objecten aufgefundenen Zwischenkügelchen wieder zu erkennen.

Die Zellplatte steht nun bei den Pflanzen zur Bildung der Cellulosescheidewand, mit welcher der ganze Theilungsprocess seinen letzten Abschluss findet, in inniger Beziehung (Fig. 94 *h*). „Sie dehnt sich

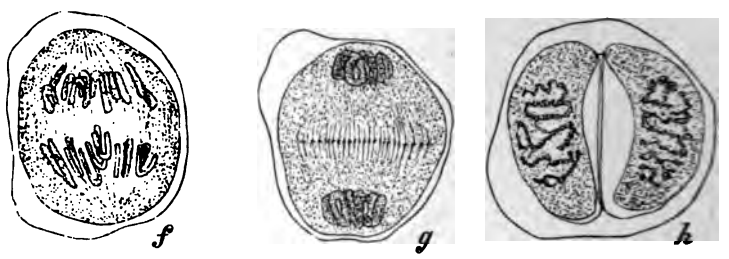


Fig. 94. Drei Theilstadien der Pollenmutterzellen von Fritillaria persica. Nach Strasburger Fig. 188.

f Auseinanderweichen der Tochtersegmente. *g* Bildung der Tochterknäuel und der Zellplatte. *h* Verlauf des Kernfadens in den Tochterkernen und ausgebildete Cellulosescheidewand. 800mal vergrössert.

schliesslich," wie Strasburger beschreibt, „über den ganzen Durchmesser der Zelle aus, ihre Elemente verschmelzen und bilden eine Scheidewand, welche die Mutterzelle in zwei Tochterzellen halbirt." Ein dünnes Cellulosehäutchen lässt sich bald in ihr nachweisen. Währenddem verschwinden die Verbindungsfäden, zunächst in der Nähe der Tochterkerne, dann auch im Bereich der Scheidewand aus Cellulose.

Die kleinen, specifischen Stofftheilchen, die sich als Körner zur Zellplatte in der Mitte der Verbindungsfäden ansammeln, können vielleicht nach der früher entwickelten und später noch weiter auszuführenden Auffassung als Zellhautbildner bezeichnet werden.

d) Historische Bemerkungen und strittige Fragen der Kernsegmentirung.

Am Anfang der 70er Jahre wurden durch die Arbeiten von Bütschli (VII. 6), Strasburger (VI. 71), Hertwig (VI. 30a) und Fol (VI. 19a) die Veränderungen, welche der Kern bei der Theilung erfährt, in ihren gröberen Zügen im Ganzen richtig dargestellt. Es wurde die faserige Kernspindel, die Ansammlung glänzender, in Carmin sich färbender Körner in der Mitte der Spindel (Kernplatte von Strasburger) die hierauf folgende Vertheilung der Körner in zwei Gruppen oder in zwei Tochterkernplatten und die Entstehung der bläschenförmigen Tochterkerne aus den letzteren entdeckt. Ebenso waren die Strahlenfiguren (Sterne, Amphiaster, Fol) an den Enden der Spindel bekannt, und von mir und Fol waren in denselben auch stärker glänzende Körnchen, die Polkörperchen, beschrieben, deutlich abgebildet und als Attractionscentren gedeutet worden. Es war somit endgültig festgestellt, dass bei der Zelltheilung keine Kernauflösung (Karyolyse, Auerbach VI. 2a), sondern eine Kernmetamorphose stattfindet. Indem ich ferner durch meine Untersuchung der Eireife, nament-

lich bei Asteracanthion und Nephelis, und durch die Entdeckung der inneren Befruchtungserscheinungen gleichzeitig bewies, dass der Eikern keine Neubildung ist, sondern von geformten Substanztheilchen des Keimbläschens abstammt und sich mit dem vom Kopf des Samenfadens (dem umgewandelten Kern der Samenzelle) abzuleitenden Samenkern zum Theilkern vereinigt, ergab sich der wichtige Lehrsatz, dass, wie alle Zellen des thierischen Organismus von der befruchteten Eizelle, so auch alle Kerne desselben vom Kern der Eizelle in ununterbrochener Folge abzuleiten sind. (Omnis nucleus e nucleo. Flemming VI.)

Das in den genannten Arbeiten aufgestellte Kern- und Zelltheilungsschema hat sich seitdem im Wesentlichen als richtig herausgestellt, zugleich aber hat es die Grundlage für zahlreiche weitere Entdeckungen und für zahlreiche Aufgaben gebildet, die ihrer Lösung zum Theil noch immer harren. Die Aufgaben lassen sich kurz in den einen Satz zusammenfassen: Es galt und es gilt zum Theil auch noch jetzt, die bei der Kerntheilung stattfindenden und in charakteristischen Figuren in die Erscheinung tretenden Bewegungen der einzelnen mikrochemisch unterscheidbaren Stofftheilchen des Kerns und der Theilungsfiguren noch genauer in allen Einzelheiten zu verfolgen: also die Umlagerungen der Nucleïnkörnchen, des Liningerüstes, der Spindelfasern, der Polkörperchen, der Nucleolen etc. — Fortschritte in dieser Richtung sind, abgesehen von der Entdeckung günstiger Beobachtungsobjecte, wie der Gewebskerne der Salamanderlarven (Flemming) und der Eier von Ascaris megalocephala (van Beneden), durch den Gebrauch der neu construirten Oelimmersionen und Apochromate und durch die bessere Handhabung der Reagentien und Farbstoffe ermöglicht worden.

Am weitesten ist die Forschung zur Zeit in dem Studium der durch die Umlagerungen des Nucleïns erzeugten Figuren fortgeschritten, was in erster Linie den vortrefflichen Untersuchungen von Flemming (VI. 12—17) und den sich anschliessenden, classischen Arbeiten von van Beneden (VI. 4), Rabl (VI. 53), Boveri (VI. 6), Strasburger (VI. 71—73), Guignard (VI. 23) zu verdanken ist.

Flemming, der besonders die Kerntheilung in Gewebszellen von Salamanderlarven verfolgt hat, unterschied mit grösserer Schärfe an der Kernfigur den achromatischen und den chromatischen Theil, die sich nicht färbenden Spindelfasern und Plasmastrahlungen und die ihnen oberflächlich aufliegenden, gefärbten Kernschleifen oder Kernsegmente. An letzteren machte er auch zuerst die wichtige Entdeckung, dass sie sich der Länge nach spalten. Auf diese interessante Erscheinung fiel darauf das klärende Licht, als Heuser, Guignard, van Beneden und Rabl unabhängig voneinander an verschiedenen Objecten fanden, dass die Hälften der gespaltenen Fäden nach den Kernpolen auseinander rücken und die Grundlage für die Tochterkerne abgeben.

Viel weniger genau erforscht sind die Substanzumlagerungen, die mit der Entstehung der Spindel und der Polkörperchen und mit der Auflösung der Nucleolen zusammenhängen.

Was die Spindel betrifft, so gehen die Ansichten der Forscher nicht nur über die Herkunft, sondern sogar über den Bau derselben wesentlich auseinander. Während die ersten Beobachter der Ansicht waren, dass die Spindel aus feinsten Fäserchen zusammengesetzt sei, die sich continuirlich von Pol zu Pol erstrecken, lassen van Beneden (VI. 4b) und Boveri (VI. 6) die letzteren im Aequator unterbrochen sein und stellen der alten die neue Lehre entgegen, dass die Spindel

aus zwei gesonderten Halbspindeln aufgebaut sei (Fig. 95). Die Halbspindeln lassen sie mit den Enden ihrer Fasern sich direct an die Kernsegmente ansetzen; sie begründen darauf eine Mechanik der Kerntheilung, indem sie annehmen, dass nach der Spaltung der Segmente in die Tochtersegmente diese durch eine Verkürzung oder Contraction der an ihnen anhaftenden Spindelfasern wie durch Muskelfäden nach den entgegengesetzten Polen hingezogen werden.

Demgegenüber halten Flemming (VI. 14) für die Gewebszellen von Salamandra und Strasburger (VI. 72) für pflanzliche Objecte auch neuerdings noch ihre älteren Angaben aufrecht, dass es Spindelfasern giebt, welche von Pol zu Pol ununterbrochen durchlaufen. Besonders beweisend aber für die einheitliche Anlage der Spindel sind die früher erwähnten Beobachtungen von Hermann, die an meine Beschreibung und Abbildung von der Spindelbildung aus dem Keimbläschen von Asteracanthion erinnern. (VI. 30a, Taf. VIII. Fig. 3 u. 4.) In beiden Fällen bildet sich zwischen den noch nahe zusammengelegenen Polen (Fig. 96) ein sehr kleines, einheitliches Spindelchen aus, zu einer Zeit, wo die Kernsegmente noch weit entfernt von ihm liegen und es in keiner Weise verdecken; allmählich erst wächst es durch beträchtliche Verlängerung der Fasern zu der definitiven Grösse heran.

Fig. 95.

Fig. 96.

Fig. 95. Zusammensetzung der Spindel aus zwei Halbspindeln, deren Fasern sich an die Tochtersegmente ansetzen. Nach v. Beneden und Nett Taf. VI, Fig. 8.

Fig. 96. Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata in Vorbereitung zur Theilung. Anlage der Spindel zwischen den beiden Polkörperchen. Nach Hermann Taf. 31, Fig. 7.

Die entgegengesetzten Auffassungen finden nun aber, wie auch schon Hermann hervorgehoben hat, darin ihre Erklärung, dass das, was van Beneden und Boveri Halbspindeln nennen, etwas ganz Anderes ist als die Spindel der älteren Autoren. Van Beneden und Boveri verstehen darunter einen Theil der von den Polen ausgehenden protoplasmatischen Strahlenfigur, nämlich alle diejenigen Fäden, die im Aequator in die Nähe der Kernsegmente treten. Die eigentliche Spindel liegt aber erst im Innern dieser Protoplasmafäden und der Kernsegmente. Hermann giebt ihr daher zur Unterscheidung von der van Beneden'schen Spindel den Namen Centralspindel. Der Zusatz „Central" erscheint mir aber ganz entbehrlich, einmal weil der Name Spindel von jeher für diesen

Bestandtheil der Kernfigur vergeben ist, wesshalb die sich zu den Kernsegmenten begebenden, protoplasmatischen Polstrahlen, welche von van Beneden und Boveri als Halbspindeln beschrieben worden sind, mit einem andern Namen benannt werden müssten, sofern man einen solchen für erforderlich hält. Zweitens würde für diese Bildung überhaupt der Name Spindel nicht einmal mehr zutreffend sein.

Strittig ist ferner die stoffliche Herkunft der Spindelfasern. Manche Forscher sind geneigt, sie vom Protoplasma herzuleiten, das nach Auflösung der Kernmembran zwischen die Nucleïnfäden eindringe (Strasburger VI. 72, Hermann VI. 29 etc.). Ich habe früher den Standpunkt vertreten und nehme ihn auch jetzt noch ein, dass, abgesehen von den Polstrahlungen, die dem Protoplasmakörper der Zelle angehören, die verschiedenen Structurtheile der Kernfigur von den einzelnen Substanzen des ruhenden Kerns abstammen. Die stoffliche Grundlage für die Spindel und die später aus ihr hervorgehenden Verbindungsfäden suche ich in dem Liningerüst. Auch Flemming vertritt nach seinen Beobachtungen diese Ansicht, welcher auch die mikrochemischen Untersuchungen von Zacharias nicht im Wege stehen. Hauptsächlich aber scheinen mir folgende Thatsachen zu Gunsten dieser Ansicht in die Wagschale zu fallen:

Bei vielen einzelligen Organismen bleiben die Kerne auf den einzelnen Phasen der Theilung durch eine feine Membran von dem Protoplasmakörper getrennt, bei Euglypha (Schewiakoff VI. 65b), bei den Kerntheilungen der Infusorien und Actinosphärien (Rich. Hertwig VI. 82, 83). Hier kann es demnach keinem Zweifel unterliegen, dass die Spindelfasern aus der achromatischen Substanz des Kerns selbst ihren Ursprung genommen haben. Solche Fälle kommen hie und da auch im Thierreich vor. Bei einzelnen Mollusken (Pterotrachea, Phyllirhoë) haben Fol (VI. 19a) und ich (VI. 30a) beobachtet, dass die Polspindel im Innern des Keimbläschens (Fig. 97 *A* u. *B*), welches hier übrigens von geringer Grösse ist, angelegt wird, solange noch die Kernmembran vorhanden ist. Die Annahme, dass in diesem Fall Protoplasma von aussen in den Kernraum hineingedrungen sei, will mir wenigstens als eine gezwungene erscheinen. Ferner halte ich es nicht für zweifelhaft, dass die Verbindungsfäden, welche sich in den sich theilenden Samenmutterzellen von Ascaris zwischen den auseinander weichenden Kernsegmenten ausspannen, vom Liningerüst herrühren. Eine typische Spindelbildung konnte ich an diesem Object allerdings nicht beobachten.

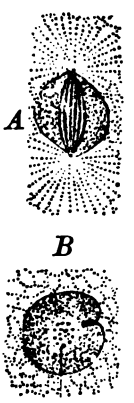


Fig. 97. ***A*** **In Umbildung zur Spindel begriffenes Keimbläschen aus einem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë. Essigsäurepräparat. Hertwig Taf. XI, Fig. 2.**
B **Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë, in welchem die Spindel auf dem optischen Querschnitt gesehen wird. Essigsäurepräparat. Hertwig Taf. XI, Fig. 6.**

Als ein strittiger Punkt muss auch die Herkunft der Polkörperchen bezeichnet werden. Schon am Anfang der siebenziger Jahre beschrieben und abgebildet, sind dieselben als gesonderte Bestandtheile der Kerntheilungsfigur erst durch van Beneden (VI. 4a) zur Geltung gebracht worden, indem es diesem Forscher gelang, sie durch Färbung (mit Hülfe von Anilinfarben in $^1/_3$ Glycerin gelöst) gegen die Umgebung schärfer

zu differenziren. Bald darauf machten gleichzeitig und unabhängig voneinander van Beneden und Boveri (VI. 4b, 6) die wichtige Entdeckung, dass sich die Polkörperchen durch Selbsttheilung vermehren, was ich später auch für die Samenzellen von Ascaris (VI. 34) bestätigen konnte. Van Beneden hatte aus seinen Beobachtungen den Schluss gezogen, dass die Polkörperchen ebenso wie die Kerne permanente Organe der Zelle seien und sich jederzeit im Protoplasma als selbständige Gebilde vorfinden müssten. Dieser Ausspruch fand eine gewisse Stütze in den Entdeckungen von Flemming (VI. 17), Solger (VI. 70) und Heidenhain (II. 16), dass in manchen Zellarten, wie Lymphkörperchen, Pigmentzellen, ein Polkörperchen mit einer Strahlensphäre im Protoplasma auch zu einer Zeit nachzuweisen ist, wo der oft weiter abseits gelegene Kern sich in voller Ruhe befindet. (Siehe Seite 47, Fig. 34—36.)

In einer anderen Richtung wurde die Kenntniss der Polkörperchen durch das Studium des Befruchtungsprocesses wesentlich gefördert. Schon 1884 sprach ich die Ansicht aus (VI. 85), dass bei der Befruchtung ein Polkörperchen durch den Samenfaden in das Ei eingeführt werde und dass es allem Anschein nach das sogenannte Mittelstück oder der Hals sei, welcher in der dem Samenkern vorausgehenden Strahlung das Attractionscentrum abgebe. Ich verglich dasselbe „der an den Enden der Kernspindel vorhandenen, geringen Quantität wenig tingirbarer, aber vom Protoplasma unterscheidbarer Substanz (der Polsubstanz und dem Polkörperchen)", und ich kam so zu dem Schluss, dass, „wenn der Vergleich richtig ist, die bei der Befruchtung und Zelltheilung auftretenden Strahlungen des Protoplasma eine gemeinsame Ursache in der Anwesenheit ein und derselben Substanz haben".

Richard Hertwig (VI. 84) sprach sich wiederholt über die Gleichartigkeit der Polsubstanz, des Mittelstücks des Samenfadens und der Substanz der echten Nucleolen aus. Boveri (VI. 7) liess gleichfalls den Samenfaden ein Polkörperchen oder Centrosoma in das Ei hineintragen. Die definitive Entscheidung haben die später zu beschreibenden wichtigen Entdeckungen von Fol (VII. 14) und von Guignard (VI. 23b) gebracht. Hiernach besitzt sowohl der Eikern als der Samenkern ein eigenes Polkörperchen. Während die Kerne verschmelzen, theilen sich die Polkörperchen, und ihre Theilhälften verschmelzen darauf zu zwei Polkörperchen, welche die Enden der Theilspindel einnehmen.

Trotz dieser Entdeckungen ist eine Frage noch nicht aufgeklärt. Sind die Polkörperchen als permanente Zellorgane zum Protoplasma hinzuzurechnen, sind sie während der Ruhe dauernd in dasselbe eingeschlossen und treten sie nur während der Theilung zum Kern in eine Wechselbeziehung oder lassen sich die Polkörperchen als besondere Elementartheile des Kerns betrachten, wie die Kernsegmente, Spindelfasern, Nucleolen u. s. w. In letzterem Falle müssten sie während der Ruhe in dem Kern selbst eingeschlossen sein und nur während der Theilung sich zum Protoplasma in Beziehung setzen.

Das zur Zeit vorliegende Beobachtungsmaterial reicht zur Beantwortung dieser Frage noch nicht aus. Die Bewegungen der Polsubstanz vor, während und nach der Kerntheilung so genau zu verfolgen, wie es für das Nuclein gelungen ist, ist mit sehr grossen Schwierigkeiten verbunden, da die Polkörperchen ausserordentlich klein sind und da man sie noch

nicht durch bestimmte Farbstoffe mit Sicherheit unter allen Verhältnissen erkennbar machen kann. Während der Theilstadien selbst werden die Polkörperchen vornehmlich durch den Strahlenkranz, mit welchem sie sich umgeben, für uns unterscheidbar, während der Ruhe aber ist von einem Strahlenkranz nichts wahrzunehmen.

Für eine Abstammung der Polkörperchen aus dem Kern lässt sich geltend machen, erstens, dass man in der ruhenden Zelle, wenige Fälle ausgenommen, im Protoplasma etwas ihnen Entsprechendes nicht auffinden kann; zweitens dass bei Beginn der Theilung die Polkörperchen unmittelbar an der Oberfläche der Kernmembran auftreten (Fig. 98) und dann erst weiter vom Kern weg in das Protoplasma hineinrücken; drittens, dass bei dem Auftreten der Polkörperchen die Kernmembran häufig eingefallen ist, als ob aus einer kleinen Oeffnung Kernsaft ausgetreten sei; viertens dass an manchen Objecten das Auftreten der Polkörperchen mit dem Zerfall der Nucleolen zeitlich zusammenfällt.

Mich hat die Frage nach der Herkunft der Polkörperchen oft beschäftigt und ich habe viel vergebliche Mühe auf sie verwandt, zuletzt noch in meiner Untersuchung über Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Gewissheit habe ich mir nicht verschaffen können. Wenn zur Zeit wohl die Mehrzahl der Forscher die Polkörperchen als zum Protoplasma gehörig betrachtet, so möchte doch die andere, oben erwähnte Möglichkeit eines nucleären Ursprungs nicht ganz ausser Acht zu lassen sein.

Ein letzter noch wenig aufgeklärter Punkt ist das Schicksal der Nucleolen, ihr Verschwinden bei Beginn der Kerntheilung und ihr Wiederauftreten in den Tochterkernen. Was für Substanzumlagerungen haben hierbei stattgefunden? Die Frage ist ebenfalls keine leicht zu entscheidende, um so mehr, als in manchen Fällen die Nucleolen aus zwei verschiedenen chemischen Substanzen zusammengesetzt sind. (Siehe Seite 43.)

Mir scheint nun, abgesehen von den oben erörterten Beziehungen zu den Polkörperchen, dass die Nucleolen in der Vorbereitung zur Theilung in kleine Substanztheilchen zerlegt und auf die Kernsegmente vertheilt werden.

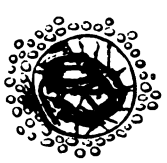
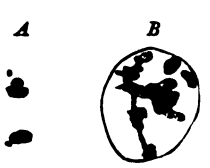


Fig. 98.



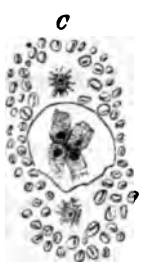


Fig. 99.

Fig. 98. Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens. Die Nuclein-Substanz ist in Fäden angeordnet, die in zwei Gruppen auseinander weichen. Erstes Auftreten der Polkörperchen. Rückbildung des Nucleolus. Taf. III, Fig. 7.

Fig. 99. ***A*** **Nucleolen mit sich ablösenden Körnchen.** Taf. III, Fig. 4.

B **Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens aus dem Ende der Wachsthumszone.** Aus schwachem Flemming'schen Chromosmiumgemisch. Färbung mit Säurefuchsin. Taf. III, Fig. 5.

C **Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens aus der Mitte der Theilzone.** Schwaches Flemming'sches Gemisch von Chromosmiumsäure. Färbung mit Säurefuchsin. Taf. III, Fig. 9.

Bei den Samenmutterzellen von Ascaris, die mit schwachem Flemming'schen Gemisch gehärtet sind, verliert das Nuclein seine Färbbarkeit, während die Nucleolen in Säurefuchsin dunkelroth tingirt werden. (Fig. 99 *A.* u. *B.*) Hier sah ich nun, dass in den Vorbereitungsstadien der Nucleolus in mehrere Stücke zerfällt, dass von diesen sich kleinste Kügelchen ablösen, dass solche hochroth gefärbte Kügelchen sich auch auf den Kernfäden aufgelagert finden. Wenn im weiteren Verlauf die Kernsegmente fertig angelegt sind und der Nucleolus ganz verschwunden ist, (Fig. 99 *C*), dann sind erstens an der Oberfläche des Kerns die Polkörperchen sichtbar geworden, und zweitens ist in jedes Kernsegment ein dunkelroth gefärbtes Korn eingeschlossen, das nach seinem Verhalten gegen Farbstoffe wie Substanz des Nucleolus aussieht.

Für die Aufnahme von Nucleolarsubstanz in die Kernsegmente, dann aber wahrscheinlich in einer viel feineren Vertheilung, sprechen noch einige interessante Farbstoffreactionen. Wie Wendt bei Pflanzen gefunden hat, färbt sich das Nucleïngerüst der Kerne aus dem Embryosack mehrerer Liliaceen nach Behandlung mit Fuchsin-Jodgrün blaugrün, die Nucleolen roth. Auf den Theilstadien dagegen, in denen die Nucleolen aufgelöst sind, färben sich die Kernsegmente violett. Wenn später dann in den Tochterkernen die Nucleolen wieder erscheinen, nehmen die Kernfäden abermals die blaugrüne Farbe an. Went erklärt den Farbenwechsel dadurch, dass während der Theilung die Kernsegmente Nucleolarsubstanz in sich aufnehmen und nach der Theilung zur Bildung der Nucleolen in den Tochterkernen wieder abgeben.

Bei thierischen Zellen haben Flemming (VI. 13. 1891) und Hermann einen entsprechenden, mit der Auflösung und dem Wiedererscheinen der Nucleolen parallel gehenden Farbenwechsel der Kernsegmente bei Doppeltinctionen mit Safranin-Haematoxylin, Safranin-Mauveïn, Safranin-Gentiana etc. wahrgenommen. „Es scheint mir bemerkenswerth," erklärt Flemming bei dieser Gelegenheit, „dass in denjenigen Stadien, wo noch Nucleolen vorhanden oder eben erst verschwunden sind oder eben wieder auftreten, die Neigung der chromatischen Figur zur Blaufärbung vorliegt, während die Formen, in welchen sie völlig deconstituirt sind, sich rein safranophil verhalten, wie es ja die Nucleolen selbst sind."

2) Die Kernzerschnürung (directe Kernvermehrung, Fragmentirung, Amitose, amitotische Theilung).

Im Gegensatz zu den complicirten, mit Segmentirung verbundenen Vorgängen kann sich die Kerntheilung bei einigen wenigen Zellarten in einer scheinbar sehr einfachen Weise vollziehen, die man als Fragmentirung oder Kernzerschnürung bezeichnet. Hier kommt es nicht zur Entstehung von Spindelfasern, Kernsegmenten und Protoplasmastrahlungen. Vielmehr verläuft die Kernzerschnürung mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise. Sie ist am leichtesten an den Lymphkörperchen zu beobachten, sowohl am lebenden, als an dem mit Reagentien fixirten Object.

Taugliche Präparate lassen sich in verschiedener Weise herstellen: Entweder man saugt einen Tropfen Lymphe aus dem dorsalen Lymphsack des Frosches mit einer feinen Capillarröhre ein, bringt denselben auf einen Objectträger und bedeckt mit einem Deckgläschen, dessen Ränder, um die Verdunstung zu verhüten, mit Paraffin umsäumt werden. Oder man verfertigt sich nach der Methode von Ziegler kleine Glas-

kammern, indem man zwei kleingeschnittene Deckgläschen an ihren vier Ecken oder an zwei Seiten fest verbindet in der Weise, dass ein capillarer Spaltraum zwischen ihnen frei bleibt. Man legt dann die Glaskammer für einen oder für mehrere Tage in den dorsalen Lymphsack des Frosches, während welcher Zeit Lymphzellen in grosser Zahl zwischen die beiden Deckgläschen einwandern und Veränderungen eingehen. Drittens kann man nach der von Arnold empfohlenen Methode ein dünnes, durchsichtiges Scheibchen von Hollundermark in den Lymphsack bringen. Nach wenigen Stunden haben sich an seiner Oberfläche zahlreiche Leukocyten festgesetzt, die sich zur Untersuchung eignen. Nach längerer Zeit bilden sich um die Plättchen von Hollundermark durch Gerinnung dünne Fibrinhäutchen, die sich abziehen lassen und mit den ansitzenden Zellelementen ebenfalls zur Beobachtung geeignet sind.

Bei einer Temperatur, welche zwischen 16° und 18° schwankte, hat Ranvier (VI. 54) alle Erscheinungen der Theilung einer Lymphzelle im Verlauf von drei Stunden sich abspielen sehen. Arnold (VI. 1) und Andere haben seine Angaben bestätigt und vielfach erweitert. Der bläschenförmige Kern kann seine Form aktiv verändern und sich mit Buckeln und Höckern bedecken. An solchen Kernen treten dann häufig Einschnürungen auf, die einen Zerfall in 2, 3 und mehr Stücke herbeiführen. (Fig. 100, *A.* und *B.*) Die Kernstücke rücken auseinander

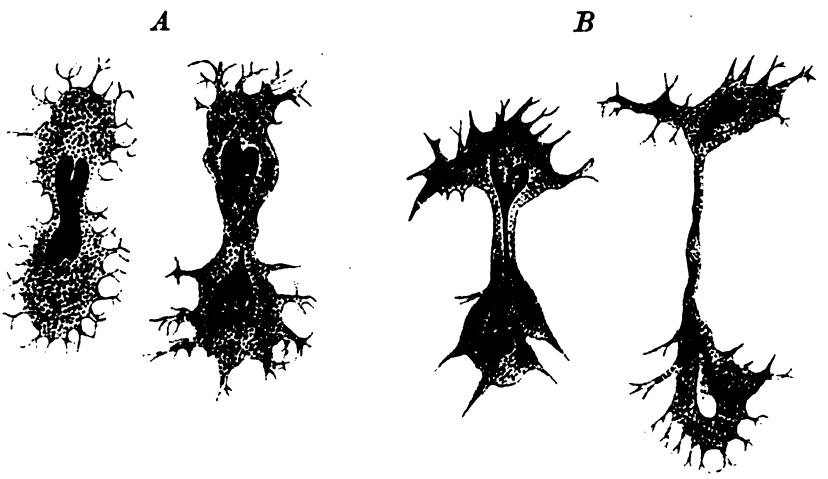


Fig. 100. ***A*** **Wanderzelle aus einem Hollunderplättchen, welches 10 Tage im Lymphsack eines Frosches gelegen hatte.** Zu Anfang der Beobachtung war der Kern in seiner Mitte etwas eingeschnürt, an den Enden eingefurcht; schon nach 5 Minuten hatte sich die Theilung des Kerns vollzogen. Nach Arnold Taf. XII, Fig. 1.

B **Wanderzelle in Theilung.** Nach 30 Minuten ist aus der Figur *A* die Figur *B* entstanden. Nach Arnold Taf. XII, Fig. 3.

und bleiben nicht selten noch längere Zeit durch feine Verbindungsfäden im Zusammenhang. Häufig folgt der Kerntheilung die Zelltheilung auf dem Fuss, wie die Figuren 100 *A.* u. *B.* veranschaulichen. Zwischen den auseinandergerückten, durch einen feinen Faden verbundenen Kernhälften schnürt sich auch der Protoplasmakörper ein. Seine beiden Hälften bewegen sich durch Ausstrecken zahlreicher, amöboider Fortsätze

nach entgegengesetzten Richtungen auseinander. Hierbei kann sich zuweilen die Verbindungsbrücke zwischen ihnen, nachdem schon die beiden Tochterkerne sich getrennt haben, zu einem langen, feinen Faden ausziehen.

„Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Theilungsabschnitte ist bei der Fragmentirung sehr häufig keine gesetzmässige; vielmehr können Kerne und Zellen in dem einen oder anderen Stadium länger verharren." (Arnold.)

Dadurch, dass nach der Fragmentirung des Kerns die Zelltheilung ausbleibt, können vielkernige Zellen entstehen. Zuweilen erreichen dieselben bei entzündlichen Processen eine beträchtliche Grösse und werden als Riesenzellen beschrieben (Fig. 101). Die kleinen Kerne zeigen die verschiedenste Form und Anordnung. Bald sind sie kuglige Bläschen, bald ovale, wurstförmige oder gelappte Körper, bald sind sie gleichmässig und einzeln im Protoplasma vertheilt, bald ketten- und kranzförmig aneinander gereiht; bald finden sich auch isolirte Kernchen neben aneinander gereiht vor. Im weiteren Verlauf können sich von den Riesenzellen wieder kleine Zellchen nach Beobachtungen von Arnold ablösen. Die Ablösung vollzieht sich in doppelter Weise. „Bald zeigt die Riesenzelle kolbige, kernhaltige Ausläufer, welche, nachdem sie zuvor wiederholt eingezogen und wieder ausgesendet worden waren, später oder früher abgeschnürt werden, bald erfolgt die Abtrennung bei schwacher oder vollständig mangelnder Bewegung des Körpers."

Fig. 101. Eine grosse vielkernige Zelle zeigt randständige Abschnürung kernhaltiger Zellen. Nach Arnold Taf. XIV, Fig. 13.

Ausser an Lymphkörperchen sind Zelltheilungen, die unter den Erscheinungen der Kernzerschnürung verlaufen, auch an Epithelzellen, namentlich häufig bei Arthropoden, wahrgenommen worden, so durch Johnson (VI. 41) und Blochmann (VI. 86) in den Embryonalzellen des Scorpions, durch Platner (VI. 52) in den Zellen Malpighi'scher Gefässe und an anderen Objecten durch andere Forscher.

Eine eigenthümliche Art der Kernzerschnürung ist von Göppert (VI. 22), Flemming (VI. 16), von Kostanecki (VI, 46) u. A. beschrieben worden. Das geeignetste Untersuchungsobject hierfür scheint das lymphoide Gewebe zu sein, welches die Amphibienleber überzieht. Nach der Darstellung von Göppert erhält der Kern einer Lymphzelle eine trichterförmige Einstülpung, die sich so lange vertieft, bis sie die entgegengesetzte Oberfläche der Kernmembran erreicht und hier mit einer feinen Oeffnung zur Ausmündung gelangt. (Fig. 102 A. u. B.) Auf diese Weise entstehen von einem engen Kanal durchbohrte, ringförmige Kerne. Indem der Ring an einer Stelle erst eingeschnürt und dann durchgeschnürt wird, bildet er sich in einen Halbring um, der häufig durch oberflächliche Einschnürungen in mehrere Abtheilungen gesondert wird. (Fig. 102 C.) Durch weitere Zerlegung kann er in eine grössere Anzahl kleinerer Kernchen zerfallen, die zuweilen noch durch feine Verbindungsbrücken längere Zeit in Zusammenhang bleiben. Auch an anderen Orten sind derartige „Lochkerne", wie z. B. im Epithel der Harnblase vom Frosch, durch Flemming (VI. 16) beobachtet worden.

Zu einer Theilung des Zellenleibes scheint es aber in diesen Fällen nicht zu kommen.

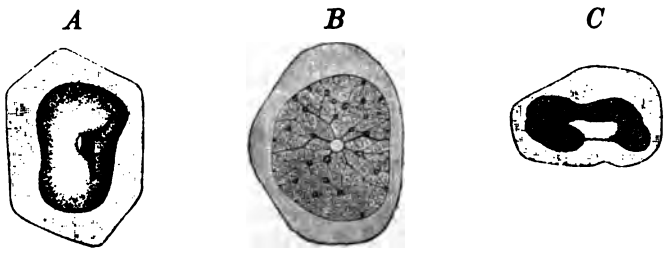


Fig. 102. ***A*** **Seitliche Ansicht eines Lochkerns aus der lymphatischen Randschicht der Leber von Triton alpestris.** Der Kern ist in der Richtung der Durchbohrung abgeplattet. Nach GÖPPERT Taf. XX, Fig. 4.

B **Lochkern mit deutlich radiärer Anordnung des Nucleïngerüstes.** Nach GÖPPERT Taf. XX, Fig. 3.

C **Ringförmiger, in mehrere Abschnitte durch Einschnürung zerlegter Kern einer Lymphzelle.** Nach GÖPPERT Taf. XX, Fig. 10.

Wie im Thierreich tritt Kernzerschnürung hie und da auch im Pflanzenreich auf. Zu ihrer Untersuchung empfehlen sich einzelne Objecte, wie die langen Internodialzellen der Characeen oder ältere Zellen höher organisirter Pflanzen. So beschreibt Strasburger (II. 41) aus älteren Internodien von Tradescantia mehr oder weniger unregelmässige Kerne, die in verschieden grosse und verschieden gestaltete Abschnitte eingeschnürt sind. „Ist der Einschnitt einseitig, so erscheinen die Zellkerne nierenförmig, bei allseitiger Einschnürung bisquitförmig oder auch unregelmässig gelappt. In manchen Fällen haben sich die Theilstücke völlig getrennt und berühren sich entweder noch oder liegen in grösserer oder geringerer Entfernung voneinander. Die Zahl der so getrennten Kerne in einer Zelle kann bis auf 8 oder 10 anwachsen.“ Bei Characeen gewinnen die Kerne durch mehrfache Einschnürungen vorübergehend ein perlschnurförmiges Aussehen, bis die Durchschnürung, die sehr träge abläuft, beendet ist.

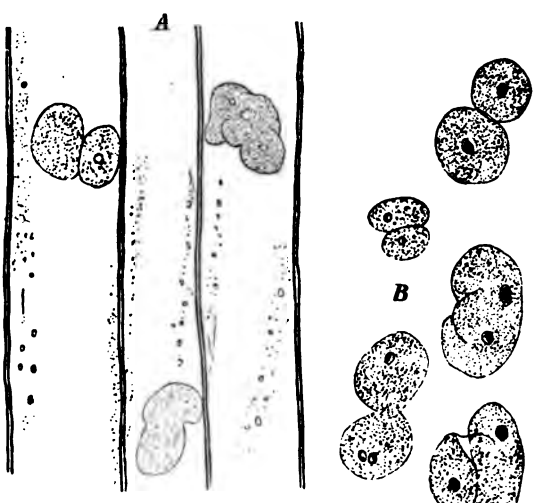


Fig. 103. Tradescantia virginica. Zellkerne älterer Internodien in directer Theilung. Nach STRASBURGER Fig. 193.

A nach dem Leben, ***B*** nach Essigsäure-Methylgrün-Behandlung.

Aus Einschnürungen an den Kernen darf man übrigens nicht gleich

auf den Beginn einer directen Theilung schliessen, solange für das bestimmte Object eine derartige Vermehrungsweise nicht durch Beobachtung aller einzelnen Stadien nachgewiesen ist. So findet man in Ureiern und in Ursamenzellen häufig maulbeerförmige oder unregelmässig gelappte Kerne. Doch scheint es hier nicht zu einer Sonderung in Tochterkerne auf dem Wege der Zerschnürung zu kommen, so dass auch die Lappung nicht als eine Vorbereitung zu einer directen Theilung betrachtet werden kann. In diesen Fällen steht dieselbe wahrscheinlich mit Stoffwechselprocessen im Kern in Zusammenhang. (Vergleiche hierüber auch Capitel VIII.)

Vermehrung der Kerne durch Abschnürung kommt endlich auch im Protistenreich vor. Sie findet sich häufig in der Gruppe der Acineten, in welcher uns Podophrya gemmipara (Fig. 104) ein lehrreiches Beispiel liefert, das auf Seite 184 genauer beschrieben ist.

3) Endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung.

Eine dritte, sehr abweichende Art der Kernvermehrung, welcher ich den für die Ueberschrift gewählten Namen geben möchte, ist von Richard Hertwig (VI. 36) bei einer Abtheilung der Radiolarien, den Thalassicollen, entdeckt, später von Carl Brandt (VI. 8) bestätigt und in ihren Einzelheiten noch genauer verfolgt worden.

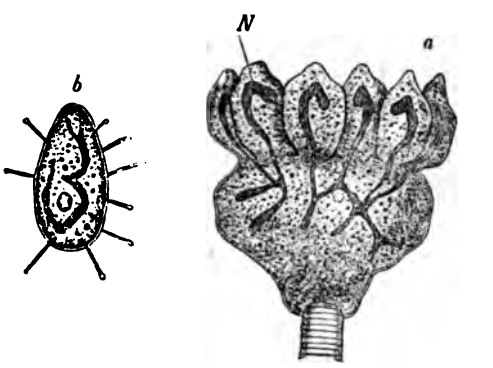


Fig. 104. Zellknospung. Podophrya gemmipara mit Knospen. R. Hertwig, Zoologie Fig. 21.

a Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

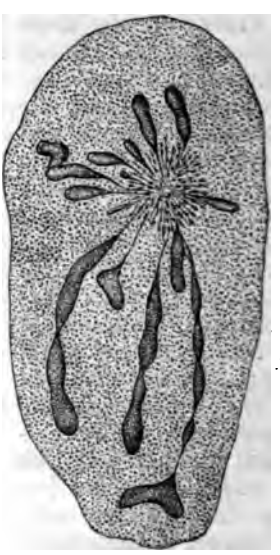


Fig. 105.

Fig. 105. Ein kleines Stück von einem Durchschnitt durch den grossen, bläschenförmigen Kern, das sogenannte Binnenbläschen von Thalassicolla nucleata, mit strangförmigen, von einem gemeinsamen Punkt ausstrahlenden Binnenkörpern (Kernkörpern). R. Hertwig Taf. V, Fig. 7.

Die Thalassicollen, diese grössten Radiolarienformen, deren Centralkapsel fast den Durchmesser eines Froscheies erreicht, besitzen während des grössten Theils ihres Lebens einen einzigen, riesigen, hochdifferenzirten Kern von etwa ½ mm Durchmesser mit einer dicken, porösen Kernmembran, das sogenannte Binnenbläschen. Dieses

bietet viel Aehnlichkeit mit den multinucleolären Keimbläschen eines Fisch- oder Amphibieneies dar. In seinem Inhalt finden sich zahlreiche, meist im Centrum zu einem Haufen zusammengedrängte, verschieden geformte Nucleïnkörper vor (Fig. 105). Inmitten derselben liegt sehr häufig ein helles Centralkörperchen, eingehüllt von einer Strahlensphäre, welche R. Hertwig schon gesehen und abgebildet, und welche neuerdings Brandt genauer untersucht hat. Der letztere konnte verfolgen, wie zur Zeit der Fortpflanzung das Centralkörperchen, welches mir dem von der pflanzlichen und thierischen Zelle bekannten, gleichnamigen Gebilde zu entsprechen scheint, sich an die Oberfläche des Binnenbläschens begiebt, die Strahlensphäre hinter sich herziehend. Hier tritt es durch die Kernmembran in das umgebende Protoplasma der Centralkapsel aus, wo Brandt über sein weiteres Schicksal nichts berichtet.

Um diese Zeit treten dann auch zahlreiche, kleine Kerne im Protoplasma der Centralkapsel, das ursprünglich ganz kernfrei ist, ausserhalb des Binnenbläschens auf; sie dienen als Centren für die Bildung kernhaltiger Schwärmsporen, deren Zahl sich schliesslich auf Hunderttausende beläuft. Währenddem beginnt das Binnenbläschen zu schrumpfen und was es an Kernkörperchen besass, in demselben Maasse zu verlieren, als ausserhalb desselben der Kernreichthum im Protoplasma zunimmt; schliesslich wird es ganz aufgelöst. Hierbei stellt Brandt in der Kernvermehrung Verschiedenheiten auf, je nachdem sich Isosporen oder Anisosporen bilden.

Aus dem ganzen Vorgang ziehen R. Hertwig und Brandt den gewiss richtigen Schluss, dass die zur Schwärmerbildung dienenden und in der Centralkapsel erst spärlich, dann immer reichlicher auftretenden Kerne von Substanztheilen des Binnenbläschens (den Kernkörperchen) abstammen. „Mit dieser Deutung," bemerkt R. Hertwig, „habe ich einen Modus der Kernvermehrung angenommen, welcher sich wesentlich von dem bekannten unterscheidet und durch keine Beobachtungen der thierischen und pflanzlichen Histologie bis jetzt bewiesen ist. Denn wenn wir den Vorgang histologisch zu deuten versuchen, so würden wir zu dem Resultate gelangen, dass Kerne sich nicht allein durch Theilung oder Knospung vermehren können, sondern dass sie auch entstehen, indem die Kernkörper eines Kerns sich durch Theilung vervielfältigen, auswandern und im Protoplasma der zugehörigen Zelle zu selbständigen Kernen werden." „Eine derartige multinucleoläre Zelle könnten wir dann ebenso für potentia vielkernig halten, wie eine vielkernige Zelle für potentia vielzellig, und würde so der allmähliche Uebergang, welcher zwischen dem einzelnen Zellindividuum und dem aus Theilung desselben entstandenen Zellhaufen besteht, ein noch mehr durch Zwischenstadien vermittelter sein, als er ohnedies schon ist."

Bei dieser Gelegenheit sei auch erinnert an die eigenthümlichen Erscheinungen der Kernvermehrung, welche von Fol (VI. 20), Sabatier, Davidoff (VI. 87) u. A. an unreifen, noch ziemlich jungen Eiern von Ascidien beobachtet und mit der Entstehung der Follikelzellen in Beziehung gebracht sind. Vergleiche auch die von Schäfer (VI. 65a) beobachteten, ähnlichen Vorgänge im jungen Säugethierei.

III. Verschiedene Arten der Zellvermehrung.

1) Allgemeine Regeln.

Abgesehen von den im letzten Abschnitt besprochenen Processen der Kernsegmentirung, der Kernzerschnürung und endogenen Kernbildung kann die Zellvermehrung noch ein sehr verschiedenartiges Aussehen gewinnen, je nach der Art und Weise, wie sich der Protoplasmakörper bei der Theilung verhält. Ehe wir uns mit den hierdurch bedingten Hauptarten und Unterarten der Zellvermehrung bekannt machen, wird es zuvor nothwendig sein, auf einige allgemeine Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma einzugehen, auf welche ich in meiner Schrift „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen" (VI. 31) die Aufmerksamkeit gelenkt habe.

In der ruhenden Zelle kann der Kern bald diese, bald jene Lage einnehmen, auch seinen Ort verändern, wie er denn zum Beispiel in Pflanzenzellen durch die Protoplasmaströmung hierin und dahin mitgenommen wird. Unter besonderen Verhältnissen aber, von denen hier nur die zur Zelltheilung in Beziehung stehenden erörtert werden sollen, während andere uns in Capitel VIII beschäftigen werden, tritt der Kern zum Protoplasmakörper in ganz bestimmte, gesetzmässige Lagebeziehungen.

Zwischen Protoplasma und Kern finden während der Theilung Wechselwirkungen statt, um mich eines Gleichnisses zu bedienen, wie zwischen Eisentheilchen und einem beweglich aufgehängten Magneten. Durch die magnetische Kraft werden die Eisentheilchen polarisirt und dadurch veranlasst, sich in Radien um die Pole herum zu gruppiren. Auf der anderen Seite aber übt die Massenvertheilung des Eisens auf die Stellung des Magneten auch wieder einen richtenden Einfluss aus. In der Zelle erhalten die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Kern ihren sinnenfälligen Ausdruck in der Entstehung der Polcentren und der früher beschriebenen Strahlenfiguren. Die Folge dieser Wechselwirkungen aber ist, dass der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht.

Um diesen Satz zu beweisen, giebt es wohl keine geeigneteren Objecte als die thierischen Eizellen, die uns ja in ihrer Grösse, Form und inneren Organisation sehr zahlreiche, interessante Verschiedenheiten darbieten.

Bei den meist kleinen Eiern, in denen Protoplasma und Dotterbestandtheile mehr oder weniger gleichmässig vertheilt sind, nimmt der Eikern vor der Befruchtung (Fig. 106 *A*) keine fest bestimmte Lage ein. Wenn er dagegen nach der Befruchtung als Theilkern in Thätigkeit zu treten beginnt (Fig. 106 *B*), stellt er sich genau in den geometrischen Mittelpunkt ein, also, wenn das Ei eine Kugel darstellt, in das Centrum derselben, wenn es dagegen eine ovale Form hat (Fig. 110), in die Mitte der die beiden Pole verbindenden Längsaxe. Von einer Strahlensphäre umgeben, sieht man den Kern durch das Protoplasma nach dem im Voraus zu bestimmenden Ort hinwandern.

Abweichungen von der Normalstellung treten ein, wenn Protoplasma und Dotterbestandtheile, von denen die letztern meist ein grösseres specifisches Gewicht, als das erstere besitzen, ungleichmässig im Eiraum vertheilt sind. Sehr häufig nehmen dann die Eier eine polare Differenzirung an, die theils eine directe Folge der Schwerkraft ist, unter deren Einfluss sich eine Sonderung der verschiedenen Substanzen nach

ihrer Schwere vollzieht, theils aber auch durch andere Vorgänge wie durch die Reife- und Befruchtungserscheinungen hervorgerufen wird.

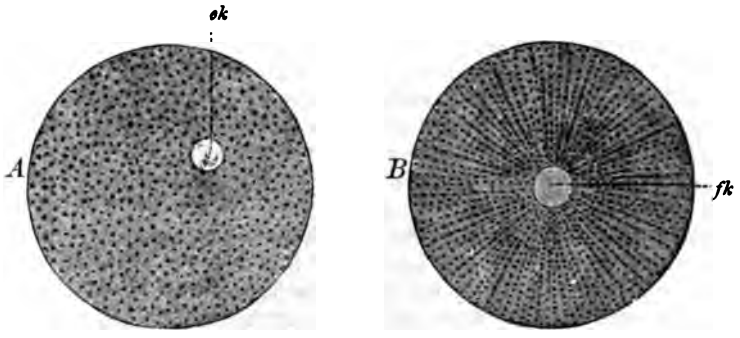


Fig. 106. ***A*** **Reifes Ei eines Echinoderms.** Dasselbe schliesst im Dotter den sehr kleinen Eikern *(ek)* ein. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 14.

B **Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung.** *fk* Ei- und Samenkern sind zum Theilkern verschmolzen, der im Centrum einer Protoplasmastrahlung liegt. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 20.

Die polare Differenzirung besteht darin (Fig. 107 u. 108), dass sich nach dem einen Pol zu das leichtere Protoplasma, nach dem anderen Pol dagegen das schwerere Dottermaterial ansammelt. Die Sonderung kann bald weniger, bald schärfer durchgeführt sein. Bei den Eiern der Amphibien z. B. ist sie an Durchschnitten durch ein Ei sehr wenig auf-

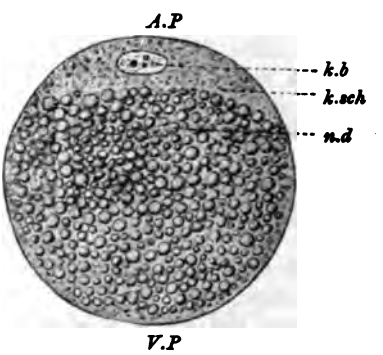


Fig. 107.

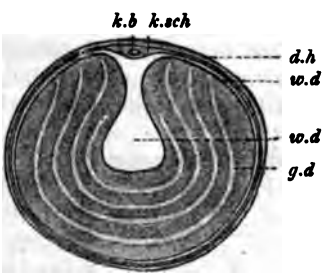


Fig. 108.

Fig. 107. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 3.

Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol *(V.P)* zu aus.

Fig. 108. Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 6a.

k.sch Keimscheibe. *k.b* Keimbläschen, *w.d* weisser Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

fällig, indem nur in der einen Hälfte die Dotterplättchen etwas kleiner und durch mehr Protoplasma voneinander getrennt sind, in der anderen Hälfte aber grösser werden und dichter zusammenliegen.

In anderen Fällen hat sich vom dotterhaltigen Theil des Eies eine kleine Menge von mehr oder minder dotterfreiem Protoplasma abgesondert und wie bei den Reptilien und Vögeln (Fig. 108 *k.sch*) die Form einer Scheibe angenommen.

Die beiden Pole des Eies unterscheidet man voneinander als den animalen und den vegetativen; an jenem ist mehr Protoplasma, an diesem mehr Dottermaterial angesammelt, jener hat daher ein geringeres, dieser ein grösseres specifisches Gewicht. In Folge dessen müssen polar differenzirte Eier stets ein und dieselbe Gleichgewichtslage einzunehmen suchen. Während bei kleinen Eiern mit gleichmässig vertheiltem Material der Schwerpunkt mit dem Mittelpunkt der Kugel zusammenfällt und ihre Lage daher eine wechselnde sein kann, ist bei polar differenzirten Eiern der Schwerpunkt excentrisch geworden und zwar hat er sich mehr oder minder weit nach dem vegetativen Pole zu verschoben. Es wird daher stets eine solche Orientirung im Raume eintreten, dass der vegetative Pol nach abwärts, der animale nach oben gekehrt ist. Eine Linie, welche die beiden Pole verbindet und als Eiaxe bezeichnet wird, muss sich, wenn keine Hindernisse der freien Bewegung der Eikugel entgegentreten, stets lothrecht einzustellen suchen.

Lehrreiche Beispiele hierfür bieten das Froschei und das Hühnerei. Am Froschei (Fig. 115) sind die ungleichen Hälften schon äusserlich leicht dadurch kenntlich gemacht, dass die animale Hälfte dunkelschwarz pigmentirt ist, die vegetative weissgelb aussieht. Wird ein solches Ei nach der Befruchtung in das Wasser gebracht, so nimmt es in wenigen Secunden eine feste Ruhelage ein, indem sich stets die schwarze Seite nach oben, die helle Seite, weil sie specifisch schwerer ist, nach abwärts kehrt.

Ebenso mag man das Hühnerei (Fig. 108) drehen, wie man will, stets wird man die Keimscheibe (*k.sch*) den höchsten Punkt der Dotterkugel einnehmen sehen, weil letztere bei jeder Bewegung in ihrer Eiweisshülle mit rotirt und sich mit dem vegetativen Pol nach abwärts einstellt.

Polare Differenzirung kommt ebenso wie bei kugligen, auch bei ovalen Eiern vor. Als Beispiel diene uns das Ei eines Wurmes Fabricia (Fig. 109). Hier ist am einen Ende des ovalen Körpers mehr Protoplasma, am entgegengesetzten mehr Dottermaterial angehäuft.

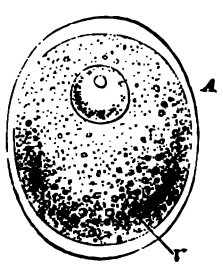


Fig. 109.
Ei von Fabricia. Nach HAECKEL.
A animaler Theil.
V vegetativer Theil.

Bei polar differenzirten Eiern wird man nun den befruchteten Kern vergebens an den Stellen, wo er bei dotterarmen Eiern liegen würde, suchen. Nur einer oberflächlichen Betrachtung wird dies als eine Ausnahme von dem oben aufgestellten Gesetz erscheinen; bei tieferem Nachdenken dagegen bilden solche Fälle eher eine Bestätigung des Satzes, dass der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht. Wechselwirkungen finden zwischen dem Kern und dem Protoplasma, nicht aber zwischen ihm und dem Dottermaterial statt, welches bei allen Theilungsprocessen sich wie eine passive Masse verhält. Ungleichmässigkeiten in der Protoplasmavertheilung müssen sich daher auch auf Grund des

obigen Satzes in der Lage des Kerns geltend machen, und zwar muss derselbe nach den Orten der grösseren Protoplasmaansammlung hinrücken, sich also gerade in entgegengesetzter Richtung wie der Schwerpunkt bewegen. Je mehr der letztere nach dem vegetativen Pole, um so mehr wird der Theilkern nach dem animalen Pole zu liegen kommen.

Und so lehrt es uns auch die Untersuchung in der That. Im Froschei (Fig. 115) findet sich der Theilkern etwas oberhalb der Aequatorialebene der Kugel in ihrer animalen Hälfte; in den Eiern, an denen sich das Protoplasma als Keimscheibe noch schärfer vom Dotter gesondert hat (Fig. 108), ist der Theilkern in nächste Nähe des animalen Poles emporgestiegen und in die Keimscheibe selbst aufgenommen worden (Reptilien, Vögel, Fische etc.). Ebenso ist im Ei von Fabricia (Fig. 109) der Theilkern nach der protoplasmareicheren Hälfte des ovalen Körpers verschoben.

Noch mehr tritt die Wechselwirkung zwischen Protoplasma und Kern, durch welche die Lage des letzteren bedingt wird, während der Theilung selbst hervor, von dem Moment an, wo sich die beiden Pole bilden. Es lässt sich hier das zweite allgemeine Gesetz aufstellen, dass die beiden Pole der Theilungsfigur in die Richtung der grössten Protoplasmamassen zu liegen kommen, etwa in derselben Weise, wie die Lage der Pole eines Magneten durch Eisentheile in seiner Umgebung beeinflusst wird.

Nach dem zweiten Gesetz kann z. B. in einem kugligen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmässig vertheilt sind, die Axe der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Protoplasmakörper nur mit dem längsten Durchmesser desselben zusammenfallen. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe stellt sich die Spindelaxe parallel zur Oberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in den längsten Durchmesser ein.

Mit diesen Regeln stimmen die Erscheinungen, wie sie bei der Zelltheilung und insbesondere bei der Eifurchung beobachtet werden, fast ausnahmslos überein. Namentlich aber sprechen für die Gültigkeit des an zweiter Stelle aufgestellten Gesetzes zwei Thatsachen: eine Beobachtung von Auerbach an den Eiern von Ascaris nigrovenosa und Strongylus auricularis (VI. 2) und ein Experiment von Pflüger.

Die Eier der beiden von Auerbach untersuchten Nematoden (Fig. 110) haben eine ovale Gestalt, so dass 2 Pole an ihnen zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine verschiedene Rolle spielen. An dem einen Pole nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Polzellen und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterusausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Samenkörpers statt; hier erscheint der Samenkern (siehe Capitel VII).

Beide Kerne wandern dann unter gleichmässiger Grössenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiaxe zusammenfällt, aufeinander zu, treffen sich in der Mitte der letzteren, nachdem sie zu zwei ansehnlichen Bläschen angewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsflächen ab (Fig. 110 *A*).

Bei der Copulation der Geschlechtskerne pflegt nun in ihre Berührungsfläche oder die Copulationsebene die Axe der sich ausbildenden Spindel, an deren Enden die Polkörperchen liegen, zu fallen. Würde dies

auch hier erfolgen, so würde die Spindelaxe entgegen der oben aufgestellten Regel die Längsaxe des Eies unter rechtem Winkel schneiden, es würden die Polkörperchen in der Richtung der kleinsten Protoplasmamengen eingestellt sein und es müsste schliesslich die erste Theilungsebene das Ei seiner Länge nach halbiren.

Ein derartiger, der Regel zuwiderlaufender Fall tritt nun aber hier nicht ein, weil Protoplasma und Kern, indem sie aufeinander einwirken, ihr Lageverhältniss zu einander, den gegebenen Bedingungen entsprechend, nachträglich reguliren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des copulirten Kernpaares, welche eine für die Theilung durchaus unzweckmässige ist, ändert sich, sowie sich die zwei Pole schärfer ausbilden. Das Kernpaar fängt an, sich um einen rechten Winkel zu drehen (Fig. 110 *B*) und zwar solange und der Art, dass die Copulationsebene mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt (Fig. 110 *C*).

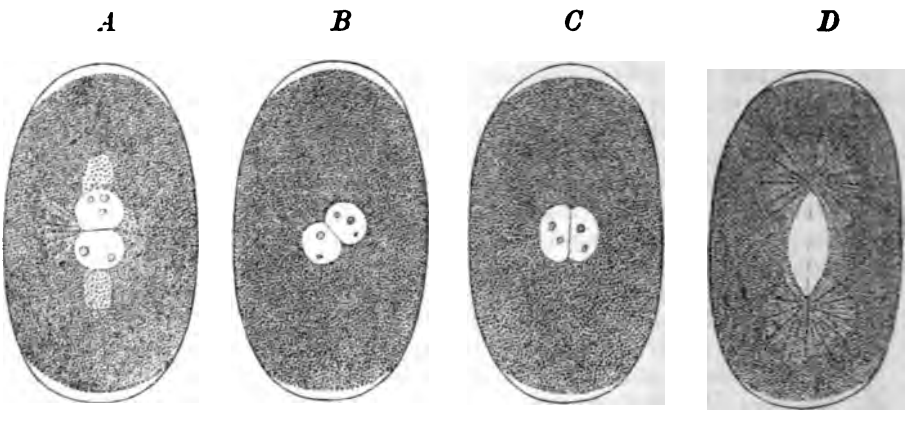


Fig. 110. Eier von Ascaris nigrovenosa in stark comprimirtem Zustand auf vier verschiedenen Stadien der Befruchtung. Nach AUERBACH Taf. IV, Fig. 8—11.

„Die Richtung in welcher die Drehung unter dem Mikroskope erfolgt, geschieht bald im Sinne eines Urzeigers, bald im entgegengesetzten." (Auerbach.)

In Folge des interessanten Rotationsphänomens kommen wieder, wie es die Regel verlangt, die beiden Pole der Theilungsfigur in die Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen zu liegen, während sich die geringste Menge in der Gegend der späteren Theilungsebene befindet (Fig. 110 *D*).

Ein zweiter Beweis für die Gültigkeit unseres Gesetzes sind die Experimente, welche Pflüger (VI. 49, 50) am Froschei angestellt hat. Derselbe presste ein frischbefruchtetes Froschei zwischen zwei verticale, parallele Glasplatten vorsichtig ein und gab ihm dadurch ungefähr die Gestalt „eines stark abgeplatteten Ellipsoids, dessen längste Axe horizontal, dessen mittellange vertical und dessen kürzeste wieder horizontal und senkrecht auf der längsten ist." In fast allen Fällen stand nun die erste Theilebene senkrecht auf der Oberfläche der komprimirenden Platten und war zugleich eine lothrechte. Die Kernspindel muss sich daher auch hier unserer Regel gemäss in der Richtung des längsten Durchmessers des Ellipsoides eingestellt haben.

Aus dem Gesetz, dass die Lage der Kernaxe bei der Theilung von der Differenzirung und Form des umhüllenden Protoplasmakörpers bestimmt wird der Art, dass sich die Pole in der Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen einstellen, ergiebt sich uns weiter noch die causale Begründung für ein drittes Gesetz, welches Sachs (VI. 64) beim Studium der Pflanzenanatomie erhalten und als das Princip der rechtwinkligen Schneidung der Theilungsflächen bei der Zweitheilung bezeichnet hat. Denn wenn wir die Ursachen wissen, durch welche die Lage der Spindelaxen bedingt wird, dann können wir unter allen Umständen auch im Voraus bestimmen, wie die Theilungsebenen zu liegen kommen, da diese die Spindelaxen unter rechtem Winkel schneiden müssen.

Im Grossen und Ganzen wird nun bei jeder Theilung einer Mutterzelle, wenn dieselbe nicht in einer Richtung ausserordentlich in die Länge gestreckt ist, der Fall eintreten, dass in den Tochterzellen die Axe, welche in der Richtung der früheren Hauptaxe der Mutterzelle liegt, die kürzeste geworden ist. Die Axe der zweiten Theilspindel wird sich daher in diesem Falle nie in der Richtung der vorausgegangenen Theilspindel, vielmehr rechtwinklig zu dieser Richtung, der Form des Protoplasmakörpers entsprechend, einstellen müssen. Daher wird die zweite Theilebene die erste rechtwinklig schneiden müssen.

Im Allgemeinen werden die aufeinander folgenden Theilflächen einer Mutterzelle, die in 2, 4, 8 und mehr Tochterzellen durch successive Zweitheilungen zerlegt wird, in den drei Richtungen des Raumes alternirend erfolgen und dabei mehr oder weniger genau senkrecht auf einander stehen.

Bei pflanzlichen Geweben ist dies oft sehr schön zu erkennen, weil sich hier rasch ein festes Zellhautgerüst den Theilungsebenen der Zellen entsprechend ausbildet und so dieselben gewissermaassen dauernd fixirt. Bei thierischen Zellen ist es viel weniger der Fall, weil ihre Form beim Fehlen einer festen Membran sich zwischen den Theilungen häufig verändert; auch die Lage der Zellen zu einander ist dem Wechsel unterworfen. Es treten „Brechungen und Verschiebungen" der ursprünglichen Theilstücke einer Mutterzelle ein, wofür das Studium der Furchungserscheinungen einer jeden Eizelle Beispiele liefert, über welche auf Seite 181 gehandelt wird.

In der Botanik werden die in den drei Richtungen des Raumes sich schneidenden Wandrichtungen als tangentiale oder perikline, als transversale oder antikline und als radiale bezeichnet (Fig. 111 u. 112). Perikline oder tangentiale Wandrichtungen sind in gleichem Sinne, wie die Oberfläche der Organe orientirt. Anticline oder transversale Wände schneiden die periclinen und zugleich die Wachsthumsaxe des Organs unter rechtem Winkel. Radiale Wände endlich sind solche, welche ebenfalls rechtwinklig zu den periklinen gestellt sind, aber die Wachsthumsaxe des Organs in sich aufnehmen.

Um dieses Verhältniss an einem Beispiel klar zu machen, wählen wir gleich ein etwas schwierigeres Objekt, den Vegetationspunkt eines Sprosses. Für denselben weist Sachs die Gültigkeit seines Princips in

folgenden Sätzen nach, welche seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (II. 33) entnommen sind:

„Die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse zeigen auf richtig geführten Längs- und Querschnitten charakteristische Zellwandnetze oder Zellenanordnungen, die überall auch bei den verschiedensten Pflanzenarten typisch übereinstimmen, was im Wesentlichen darauf beruht, dass auch die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, indem sie überall durch Einlagerung an Volumen zunimmt, durch Zellwände gekammert und gefächert wird, welche einander rechtwinklig schneiden. Der Längsschnitt eines Vegetationspunktes lässt jederzeit ein System von Periklinen erkennen, welches durch Antiklinen, die ihrerseits die orthogonalen Trajectorien jener darstellen, geschnitten wird. Haben wir es dabei mit Vegetationspunkten flächenförmiger Gebilde zu thun, so sind auch nur diese beiden Systeme von Zellwänden vorhanden; ist dagegen der Vegetationspunkt halbkuglig oder kegelförmig oder sonst ähnlich gestaltet, also nicht blos flächenförmig, sondern körperlich gebildet, so ist noch ein drittes System von Zellwänden vorhanden, nämlich Längswände, welche von der Längsaxe des Vegetationspunktes aus radial nach Aussen verlaufen".

„Es wird jedoch zur Erleichterung des Verständnisses beitragen, wenn wir auch hier wieder unsere weiteren Betrachtungen an ein nach bestimmten Grundsätzen, aber willkürlich construirtes Schema anknüpfen und zunächst für dasselbe nur die Flächenansicht eines Längsschnittes durch einen Vegetationspunkt (Fig. 111) zu Grunde legen. Halten wir

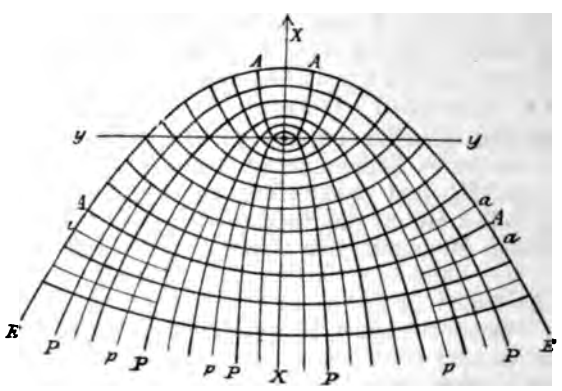


Fig. 111. Construction des Zellnetzes an einem Vegetationspunkt. Nach Sachs Fig. 284.

uns hierbei an unsere Figur, deren Umriss *E E* dem Längsschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes entspricht, und setzen wir voraus, dass dieser Umriss, wie es auch häufig in der Natur nahezu eintrifft, die Form einer Parabel habe und dass die Fächerung des Raumes, den die embryonale Substanz des Vegetationspunktes erfüllt, wieder in der Art stattfinde, dass anti- und perikline Wände einander rechtwinklig schneiden. Unter dieser Voraussetzung kann man nun nach einem bekannten Lehrsatz der Geometrie das Zellnetz in unserer Figur construiren: vorausgesetzt, dass *x x* die Axe und *y y* die Richtung des Parameters ist, sind alle die mit *P p* bezeichneten Periklinen eine Schaar von confocalen

Parabeln. Ebenso sind alle Antiklinen *A a* eine Schaar confocaler Parabeln, welche Brennpunkt und Axe mit den vorigen gemeinschaftlich haben, aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Zwei solche Systeme confocaler Parabeln schneiden einander überall rechtwinklig."

„Sehen wir nun nach, ob ein medianer Längsschnitt durch einen vorgewölbten, ungefähr parabolisch geformten Vegetationspunkt ein Zellnetz darbietet, welches in den wesentlichen Eigenschaften mit unserm geometrisch konstruirten Schema übereinstimmt, da finden wir z. B. am Vegetationspunkt der Edeltanne (Fig. 112) sofort die entsprechende innere

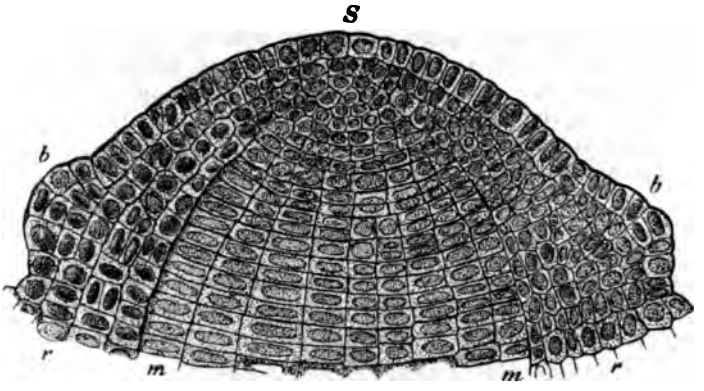


Fig. 112. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltanne (Abies pectinata). Ungefähr 200mal vergrössert. Nach Sachs Fig. 285.
S Scheitel des Vegetationspunktes, *b b* jüngste Blätter, *r r* Rinde, *m m* Mark.

Structur, wenn man nur beachtet, dass in unserer Figur die beiden Vorwölbungen *b b* das Bild einigermaassen stören; es sind junge Blattanlagen, welche aus dem Vegetationspunkt hervorsprossen. Im Uebrigen erkennt man sofort die beiden Systeme von Anti- und Periklinen, deren Krümmungen kaum einen Zweifel darüber lassen, dass sie einander, wie in unserm obigen Schema, rechtwinklig schneiden oder die Antiklinen die orthogonalen Trajectorien der Periklinen sind. So wie in unserm Schema umlaufen auch nur einige wenige Periklinen unter dem Scheitel *S* den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Parabeln, die andern reichen, von unten herkommend, nur bis in die Nähe des Brennpunktes, d. h. mit andern Worten: die entsprechenden Zelltheilungen finden immer erst dann statt, wenn die Periklinen unterhalb des Krümmungscentrums sich weit genug voneinander entfernt haben, so dass neue Periklinen zwischen ihnen eingeschaltet werden müssen, und ganz dasselbe gilt von den Antiklinen *A a*. Man bemerkt leicht an unserm Schema (Fig. 111), dass um den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Anti- und Periklinen herum die Krümmungen der Constructionslinien besonders kräftig sind."

„Viele hunderte von medianen Längsschnitten durch Vegetationspunkte von Sprossen und Wurzeln, welche die verschiedensten Beobachter gezeichnet haben, ohne auch nur im Entferntesten das zu Grunde liegende Princip zu kennen, entsprechen der von mir gegebenen Construction und beweisen die Richtigkeit ihres Princips." —

Um endlich einige Abweichungen von der normalen Zelltheilung zu verstehen, ist noch ein viertes Gesetz zu beachten, welches von Bal-

four (VI. 3) genauer formulirt ist und welches lautet: Die Schnelligkeit, mit welcher sich eine Zelle theilt, ist proportional der Concentration des in ihr befindlichen Protoplasmas. Protoplasmareiche Zellen theilen sich rascher als protoplasmaärmere aber dotterreichere. Der Satz erklärt sich daraus, dass beim Theilprocess allein das Protoplasma die active, das in ihm eingelagerte Dottermaterial die passive Substanz ist, welche durch die active mit bewältigt werden muss. Die Arbeit für das Protoplasma bei der Theilung ist um so grösser, je mehr Dotter vorhanden ist, und sie kann in vielen Fällen sogar eine so grosse werden, dass sie nicht mehr zu Ende geführt werden kann. Letzteres tritt häufig bei polar differenzirten Eiern ein, wenn bei ihnen sich der Haupttheil des Protoplasmas am animalen Pol concentrirt hat. Dann bleibt die Theilung auf diesen Abschnitt der Zelle beschränkt, während die vegetative Hälfte nicht mehr in Zellen zerlegt wird. Aus der totalen ist so eine unvollständige oder partielle Theilung hervorgegangen. Beide extremen Formen sind in der Natur durch Uebergänge untereinander verbunden.

2) Uebersicht der Arten der Zelltheilung.

Ueberblicken wir nun die verschiedenen Arten der Zelltheilung, so lassen sich dieselben in folgendes Schema bringen, welches ich der Einzelbesprechung zu Grunde lege:

I. Typus. Die totale Theilung.
   a) äquale.
   b) inäquale.
   c) Knospung.
II. Die partielle Theilung.
III. Die Vielzellbildung.
IV. Die Reductionstheilung.

Die lehrreichsten Beispiele für die verschiedenen Theilungsarten bieten hauptsächlich die thierischen Eizellen, weil bei ihnen die Theilungen sich rasch aufeinander folgen und so am klarsten die gesetzmässigen Beziehungen zu einander erkennen lassen.

I[a]. Die äquale Theilung.

Bei der äqualen Theilung zerfällt das Ei, wenn es wie gewöhnlich die Form einer Kugel besitzt, zuerst in zwei Halbkugeln; bei der darauf folgenden zweiten Theilung muss sich die Kernspindel nach der oben auseinander gesetzten Regel parallel zur Grundfläche der Halbkugel einstellen, so dass diese sich jetzt in zwei Quadranten theilt. Hierauf muss die Spindelachse mit der Längsachse jedes Quadranten zusammenfallen, wodurch eine Zerlegung in je zwei Octanten herbeigeführt wird. In Folge dessen ist während des zweiten und dritten Furchungsstadiums die Lage, welche die zweite und dritte Furchungsebene zu einander und zur ersten Theilebene einhalten, eine streng gesetzmässige. Es halbirt nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Axe hindurch, in welcher sich diese schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Axe als Pole des Eies betrachtet, so kann man

die beiden ersten Theilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen.

Schon nach der zweiten Furchung lassen sich in vielen Fällen Verschiebungen der vier Theilstücke aneinander beobachten, welche zur Folge haben, dass die von der zweiten Theilung herrührenden Furchen sich nicht mehr an den Polen in einem Punkte schneiden, sondern in geringer Entfernung vom Pol auf die erst gebildete Meridionalfurche treffen (Fig. 113). Es entsteht so eine bald kürzere, bald längere Querlinie, welche als Brechungslinie bezeichnet wird. Besonders schön ausgebildet habe ich (VI. 30b) eine solche bei den Eiern von Sagitta (Fig. 113) beobachtet:

Kurze Zeit nach Beendigung der zweiten Furchung des Sagitteneies haben sich die vier Zellen so angeordnet (Fig. 113), dass nur zwei von ihnen sich am animalen Pol in einer kurzen queren Furche, der animalen Brechungslinie, treffen; an die beiden Enden derselben stossen die beiden anderen Zellen, welche von der Berührung mit dem Pole ausgeschlossen sind, mit zugespitzten Enden an. Ganz dieselben Verhältnisse wiederholen sich am vegetativen Pol; nur treffen sich hier die beiden Zellen, welche den animalen Pol nicht erreichen, in einer vegetativen Brechungslinie, und diese ist dann stets so orientirt, dass sie die entgegengesetzte Brechungslinie, wenn wir beide auf dieselbe Ebene projiciren, unter rechtem Winkel kreuzt. Die durch Viertheilung entstandenen vier Zellen sind also keine regelmässigen Viertel einer Kugel; an jeder können wir ein stumpfes und ein spitzes, den Polen des Eies zugewandtes Ende unterscheiden. Je zwei aus einer Halbkugel abstammende Zellen sind dann in der Weise gruppirt, dass sie mit ihren stumpfen oder spitzen Enden nach entgegengesetzten Richtungen schauen.

Eine ähnliche Anordnung der vier ersten Furchungszellen ist an andern Objecten, so von Rabl an den Eiern von Planorbis, von Rauber (VI. 56) an Froscheiern beschrieben und von letzterem ausführlicher erörtert worden.

Auch bei ovalgeformten Eiern, bei denen die erste Theilungsebene nach unserem Gesetz quer zur Längsaxe orientirt ist, finden während der zweiten Furchung, die auf die erste senkrecht erfolgt, bedeutende Verschiebungen statt und kommen dadurch wieder deutlich ausgeprägte Brechungslinien zu Stande, wie die Figur 114 von Ascaris nigrovenosa ohne weitere Erklärung lehrt.

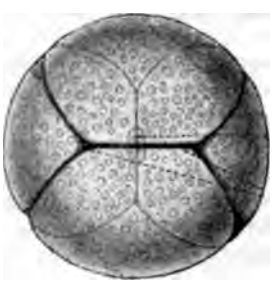


Fig. 113.

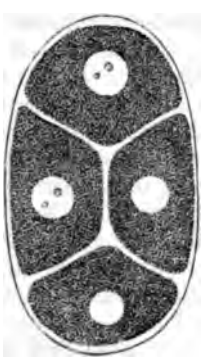


Fig. 114.

Fig. 113. Viergetheiltes Ei von Sagitta vom animalen Pol aus gesehen. 160mal vergrössert. HERTWIG Taf. V, Fig. 5.

Fig. 114. Viergetheiltes Ei von Ascaris nigrovenosa. Nach AUERBACH Taf. IV, Fig. 19.

I^b. Die inäquale Theilung.

Von der äqualen lässt sich leicht die inäquale Theilung ableiten. Am häufigsten ist dieselbe dadurch bedingt, dass in der Zelle Protoplasma und Dottermaterialien in ungleicher Weise vertheilt sind. Als Beispiel diene das polar differenzirte Froschei. Bei diesem liegt, wie schon gezeigt wurde, der Kern in der nach oben gekehrten, animalen Hälfte der Kugel (Seite 174). Wenn er sich hier zur Theilung anschickt, kann sich seine Axe nicht mehr in jeden beliebigen Radius des Eies einstellen; in Folge der ungleichmässigen Vertheilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einflusse des protoplasmareicheren, pigmentirten Theils des Eies, welcher wie eine Calotte dem mehr deutoplasmahaltigen Theil aufliegt und wegen seiner geringeren, specifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist (Fig. 115 *A*).

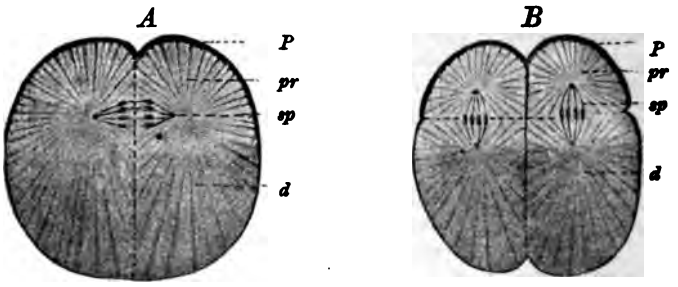


Fig. 115. Schema der Theilung des Froscheies. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 31.

A Erstes Theilungsstadium. *B* Drittes Theilungsstadium. Die vier Theilstücke des zweiten Theilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in acht Stücke zu zerfallen. *P* Pigmentirte Oberfläche des Eies am animalen Pol, *pr* protoplasmareicher, *d* deutoplasmareicher Theil des Eies; *sp* Kernspindel.

In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen; mithin muss die Theilungsebene sich in verticaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil derselbe mehr unter dem Einfluss der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Theilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Die durch den ersten Theilungsakt entstandenen zwei Halbkugeln sind aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und aus einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt. Dadurch wird erstens wieder die Lage und zweitens die Axe des Kerns, wenn er in die zweite Theilung eintritt, fest bestimmt. Den Kern haben wir nach dem früher aufgestellten Gesetz im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; die Axe der Spindel muss sich hier parallel zur Längsaxe des Quadranten einstellen, muss also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Theilungsebene ist daher, wie die erste lothrecht und schneidet dieselbe rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten, die durch verticale Theilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren,

nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich furchenden Ei sahen wir, dass auf dem dritten Theilungsstadium die Axen der Kernspindeln sich parallel zur Längsaxe der Quadranten einstellen. Das ist auch hier in einer etwas modificirten Weise der Fall (Fig. 115 *B*). Wegen des grösseren Protoplasmareichthums der oberen Hälfte jedes Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in der Mitte desselben liegen, sondern muss dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein. Ferner steht sie genau vertical, da die Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raum fest orientirt sind. In Folge dessen muss jetzt die dritte Theilungsebene eine horizontale werden (Fig. 116 *A*), ferner muss sie oberhalb

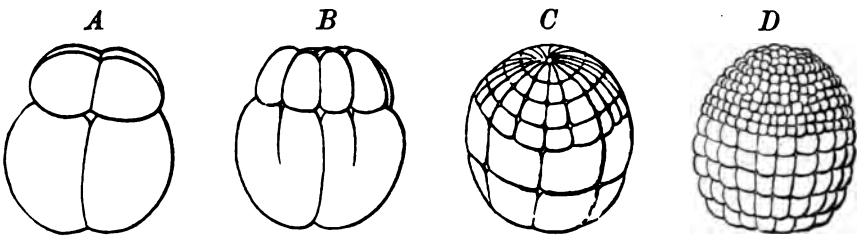


Fig. 116. Furchungsstadien von Petromyzon. Aus Hatschek Fig. 72. *A* und *B* nach Shipley, *C* und *D* nach M. Schultze.

des Aequators der Eikugel mehr oder minder nach dem animalen Pole zu gelegen sein. Die Theilproducte sind von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als die **inäquale** bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel grösser und dotterreicher. Nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und als vegetative Zellen von einander unterschieden.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung (Fig. 116 *B*, *C*, *D*) wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer grösser, da die Zellen, je protoplasmareicher sie sind, um so rascher und häufiger sich theilen, wie gleichfalls schon oben hervorgehoben wurde.

Auch bei ovalen Eiern kann eine äquale Furchung vorkommen. So zerfällt bei Fabricia (Fig. 117) das Ei wegen der schon beschriebenen Ansammlung des Dotters an einem Pol (Fig. 109) in eine kleinere, protoplasmareichere und eine grössere dotterreichere Zelle, die sich im weiteren Verlauf verschieden rasch weiter furchen.

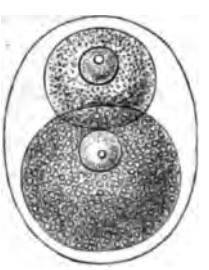


Fig. 117. Zweigetheiltes Ei von Fabricia. Nach Haeckel.

I^c. Knospung.

Von Knospung redet man, wenn das eine Theilproduct an Grösse hinter dem andern so sehr zurückbleibt, dass es nur als ein kleines Anhängsel an ihm erscheint und kaum zu einer Verminderung seiner Körpermasse führt. Das kleinere Theilproduct nennt man die Knospe, das andere die Mutterzelle. Bei dieser Vermehrungsweise giebt es zwei

Unterarten, je nachdem eine oder mehrere Knospen an der Mutterzelle ihren Ursprung nehmen.

Im Thierreiche spielt der Knospungsprocess bei der Reife des Eies eine Rolle und führt zur Entstehung der Richtungskörper oder Polzellen. Hierunter versteht man zwei bis drei kleine Kügelchen, welche aus Protoplasma und Kernsubstanz zusammengesetzt sind, daher den Werth von kleinen Zellen besitzen und häufig innerhalb der Dotterhaut dem animalen Pol des Eies aufliegen. Der Hergang beim Knospungsprocess ist folgender:

Währenddem sich das Keimbläschen auflöst, entsteht aus Bestandtheilen seines Inhaltes eine typische Kernspindel mit zwei Polstrahlungen an ihren Enden. Dieselbe verändert ihre Lage im Dotter (Fig. 118 *I*) und rückt allmählich nach dem animalen Pol empor, bis sie mit ihrer einen Spitze an der Oberfläche anstösst. Hier angelangt, stellt sie sich mit ihrer Längsaxe in die Richtung eines Eiradius ein. Bald beginnt die Knospung; an der Stelle, wo der eine Pol der Kernfigur die Oberfläche berührt, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 118 *II*).

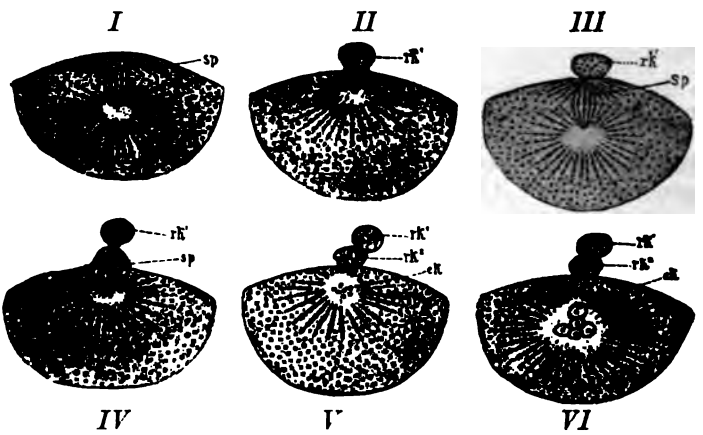


Fig. 118. Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis. O. Hertwig, Entwicklungsgesch. Fig. 13.

In Fig. *I* ist die Kernspindel *(sp)* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. *II* hat sich ein kleiner Hügel *(rk^1)* gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. *III* ist der Hügel zu einer Polzelle *(rk^1)* abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel *(sp)* entstanden. In Fig. *IV* wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. *V* zur zweiten Polzelle *(rk^2)* abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern *(ek)* in Fig. *VI*.

Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als eine sehr kleine Zelle ab (Fig. 118 *III*). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal (Fig. 118 *IV—VI.*), nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor eingetreten zu sein, wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat. Auf die feineren Einzelheiten des Vorgangs, welche die Kernspindel betreffen, wird auf Seite 191 noch genauer eingegangen werden.

Knospungsprocesse kommen bei einigen Abtheilungen einzelliger Organismen häufiger vor, und entnehme ich aus ihrem Kreise ein zweites Beispiel,

die von Richard Hertwig (VI 35) untersuchte Podophrya gemmipara, eine marine Acinete, welche mit ihrem hinteren Körperende vermittelst eines Stiels an anderen Gegenständen festsitzt. Am freien Körperende, welches Fangfäden und Saugröhren trägt, bilden sich nicht selten 8—12 Knospen aus, welche zu einem nur das Centrum der freien Fläche freilassenden Kranz angeordnet sind. Der Kern ist hierbei in eigenthümlicher Weise betheiligt. Derselbe bildet, wie bei vielen Infusorien, solange die Podophrya noch jung und noch nicht in den Knospungsprocess eingetreten ist, die Form eines langen, hufeisenförmig gewundenen Bandes (Fig. 119 *b*). Später wachsen aus ihm zahlreiche Fortsätze in verticaler Richtung nach der freien Seite des Körpers hervor; sie schwellen mit ihren Enden bald kolbig an, während ihre Verbindung mit dem Haupttheil des Kerns sich meist zu einem feinen Faden verdünnt. Ueberall, wo die kolbigen Kernenden an die freie Fläche herantreten, bilden sich kleine Hügel, welche die Kernenden, wenn sie noch weiter vor wachsen, in sich aufnehmen, je ein Hügel ein kolbiges Kernende. Die ganze Knospe vergrössert sich hierauf noch etwas, schnürt sich am Ursprung vom Mutterorganismus etwas ein; der in sie hineingewachsene Kerntheil nimmt die Form eines Hufeisens an und löst sich dann von dem feinen Verbindungsfaden ab, durch den er mit dem mütterlichen Kern zusammenhing. Die Knospen sind jetzt reif und bewegen sich nach ihrer Abtrennung vom Mutterorganismus eine Zeit lang im Meerwasser als Schwärmer fort.

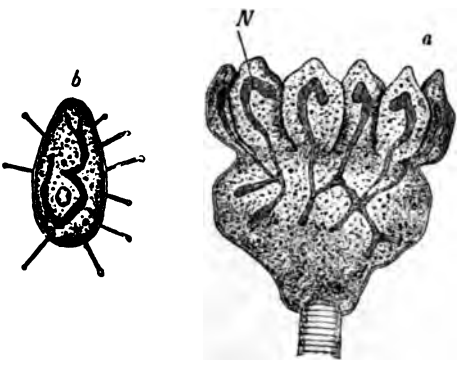


Fig. 119. Zellknospung. Podophrya gemmipara mit Knospen. O. Hertwig, Zoologie Fig. 21.
a Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

II. Partielle Theilung.

Die partielle Theilung kommt, von einigen Protozoen (Noctiluca) abgesehen, wohl nur bei Eizellen vor, sie lässt sich von der inäqualen ableiten und bildet sich in allen den Fällen aus, wo der Dottergehalt ein sehr grosser geworden ist und ein Theil des Protoplasma sich von ihm schärfer abgesondert und als Scheibe am animalen Pol angesammelt hat (Fig. 108). Der in der Scheibenmitte gelegene Kern muss, wenn er sich zur Spindel umwandelt, eine horizontale Lage einnehmen. Die erste Theilebene entsteht daher in verticaler Richtung und tritt zuerst, wie beim inäqual sich furchenden Ei (Fig. 92), am animalen Pol in der Mitte der Scheibe auf (Fig. 120 *A*, 121 *A*). Während sie aber dort allmählich in die Tiefe dringt und bis zum vegetativen Pol durchschneidet, zerlegt sie hier nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche wie zwei Knospen der ungetheilten Dottermasse mit breiter Basis aufsitzen und vermittelst derselben noch untereinander verbunden sind. Bald darauf erscheint eine zweite, verticale Furche, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzt und gleichfalls auf die Keimscheibe

beschränkt bleibt, die nun in vier Segmente zerlegt ist (Fig. 120 *B*, 121 *B*). Auch hier bildet sich eine Brechungslinie aus.

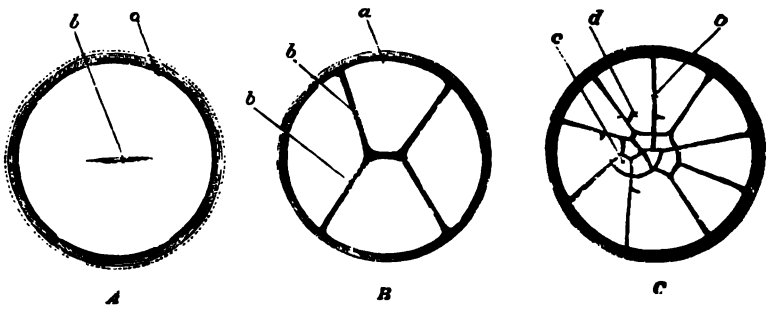


Fig. 120. Oberflächenansicht der ersten Furchungsstadien des Hühnereies nach Coste. *a* Rand der Keimscheibe, *b* verticale Furche, *c* kleines centrales, *d* grosses peripheres Segment.

Jedes der vier Segmente wird dann wiederum von einer radialen Furche halbirt. Die so entstandenen Theilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Centrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstossen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem dieser Segmente wird die Spitze durch eine quere oder dem Aequator der Eikugel parallel gerichtete Furche abgetrennt, wodurch central gelegene, kleinere, jetzt allseitig vom Dotter isolirte und grössere, mit dem Dotter noch zusammenhängende, periphere Theilstücke entstehen (Fig. 120 *c*). Indem von nun an radiale und dem Aequator parallele Furchen alternirend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, dass die kleineren im Centrum der Scheibe, die grösseren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 121 *c*).

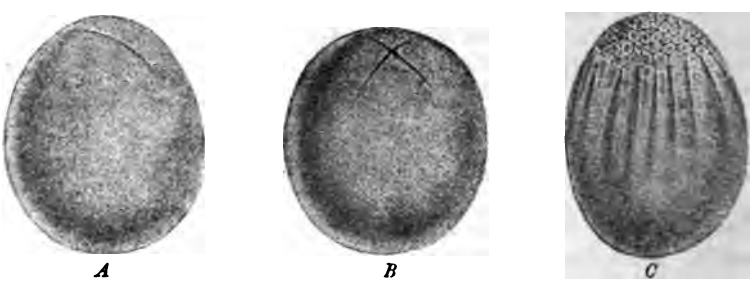


Fig. 121. Discoidale Furchung des Cephalopodeneies nach Watase. Aus R. Hertwig Fig. 99.

Manche der mit dem Dotter verbundenen Segmente werden sich dabei in der Weise abschnüren, dass die Kernspindel sich in schräger oder verticaler Richtung einstellt, was zur Folge hat, dass bei der Theilung der eine Tochterkern in die Dottermasse zu liegen kommt. Auf diese Weise entstehen bei der partiellen Furchung die viel besprochenen Dotterkerne, welche in grösserer Anzahl namentlich an der Peripherie der abgefurchten Keimscheibe in die oberflächlichsten Dotterschichten eingebettet sind. Vergleiche auch die interessanten Beobachtungen von Rückert (VII. 36) und Oppel (VII. 34), aus denen hervorgeht, dass bei Selachiern und Reptilien Dotterkerne in Folge von Ueberfruchtung ihren Ursprung nehmen.

III. Die Vielzellbildung.

Das Eigenthümliche der Vielzellbildung besteht darin, dass sich der Kern in einer Zelle mehrfach hintereinander theilt, während der Protoplasmakörper längere Zeit ungetheilt bleibt, ja nicht einmal die Neigung zu einer partiellen Zerlegung zeigt. Durch öfters sich wiederholende Zweitheilung kann die Anzahl der Kerne in dem einheitlichen Protoplasmakörper sich allmählich auf mehrere Hunderte belaufen. Diese ordnen sich dann in regelmässigen Abständen voneinander an. Endlich tritt eine Zeit ein, in welcher die vielkernige Mutterzelle auf einmal oder mehr allmählich in so viele Tochterzellen zerfällt, als sie Kerne einschliesst.

Vielzellbildung kommt bei Thieren und Pflanzen, namentlich bei der Entwicklung der Geschlechtsproducte, häufiger vor. Zur Veranschaulichung wähle ich drei Beispiele: die superficielle Furchung der centrolecithalen Eier von Arthropoden, die Bildung des Endosperms in dem Embryosack der Samenknospen von Phanerogamen und die Sporenbildung in den Sporangien der Saprolegnien.

Bei den Eiern der Arthropoden ist gewöhnlich die Dottermasse im Centrum des Eies angesammelt und von einer dünnen Rindenschicht von Protoplasma umgeben. Sie werden daher als centrolecithale Eier oder Eier mit mittelständigem Dotter den telolecithalen Eiern oder Eiern mit polständigem Dotter gegenüber gestellt (Balfour VI. 3). Der Furchungskern findet sich gewöhnlich, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Nahrungsdotters; hier theilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne dass eine Theilung der Eizelle auf dem Fusse folgt. Die Tochterkerne (Fig. 122 *A*) theilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungetheilt bleibt. Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum grössten Theil allmählich an die Oberfläche empor (Fig. 122 *B*) und

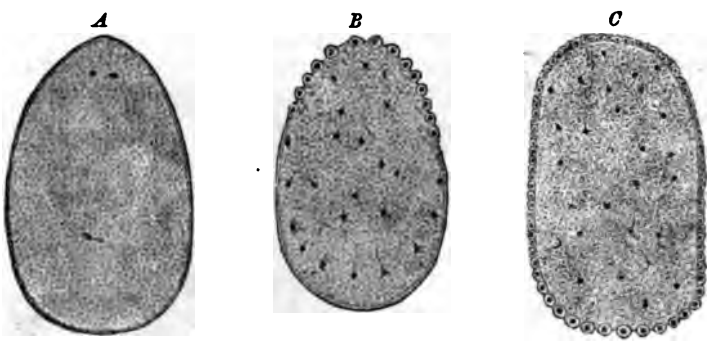


Fig. 122. Superficielle Furchung des Insecteneies (Pieris crataegi) nach Bobretzky. Aus R. Hertwig Fig. 100.

A **Theilung des Furchungskerns.** *B* **Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm).** *C* **Bildung der Keimhaut.**

dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmässigen Abständen voneinander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch am Ei der Furchungsprocess, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der centrale Dotter ungetheilt bleibt oder erst sehr viel später abgefurcht wird. Letzteres tritt ein, wenn er wie bei den Insecten, ähnlich den Eiern mit polständigem Dotter, einige Dotterkerne oder Merocyten einschliesst (Fig. 122 *C*).

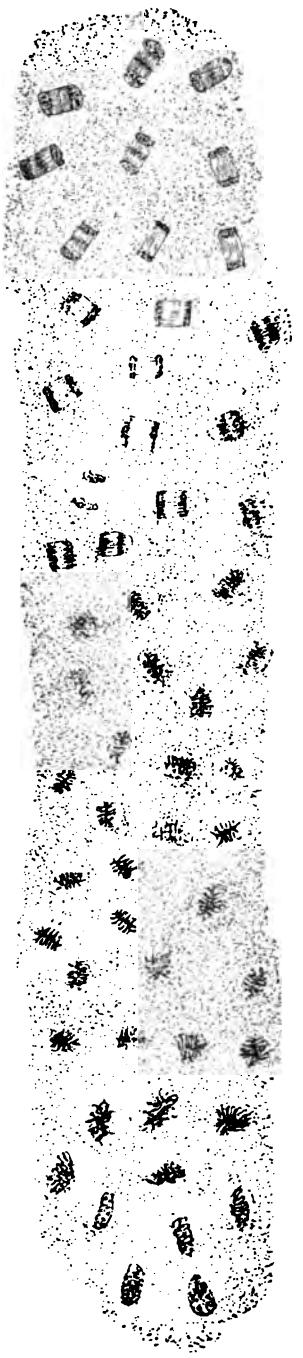


Fig. 123. Fritillaria imperialis. Protoplasmatischer Wandbeleg aus dem Embryosack. Ein Streifen alle Phasen der Kerntheilung zeigend. Vergr. 90. Nach STRASBURGER, Botan. Prakticum Fig. 190.

Der Embryosack der Phanerogamen wird von einem protoplasmatischen Wandbeleg ausgekleidet, der auf einem gewissen Entwicklungsstadium viele hundert regelmässig vertheilte Kerne einschliesst, die man früher durch freie Kernbildung wie die Krystalle aus einer Mutterlauge entstehen liess. Wir wissen jetzt, dass sie von einem Mutterkern durch oftmals wiederholte Zweitheilung, wie im Ei der Arthropoden, abstammen (Fig. 123). Die Theilungen spielen sich in einem Bezirk des Embryosackes ziemlich gleichzeitig ab. Hat es daher bei Anfertigung eines Präparates der Zufall glücklich gefügt, so kann man auf kleinem Raum gleich Hunderte von Theilungsstadien (Fig. 123) vor Augen haben.

Wenn Kerne in genügend grosser Anzahl entstanden sind, so tritt ein Stadium ein, in welchem es zur Zellbildung im Wandbeleg kommt (Fig. 124). Zwischen den in regelmässigen Abständen vertheilten Kernen differenzirt sich das Protoplasma in radiäre Fäden. Es bilden sich nach

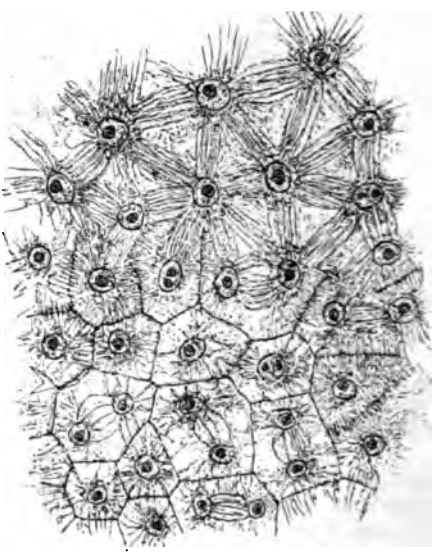


Fig. 124. Reseda odorata. Protoplasmatischer Wandbeleg des Embryosacks zu Beginn der freien Zellbildung. Vergr. 240. Nach STRASBURGER, Botan. Prakticum Fig. 192.

allen Richtungen Verbindungsfäden aus, die sich in ihrer Mitte verdicken und eine Zellplatte erzeugen. In den Zellplatten entstehen in der früher geschilderten Weise leicht quellende Cellulosewände, durch welche um je einen Kern ein Theil des protoplasmatischen Wandbelegs zur Zelle abgekapselt wird. Zuweilen sind in einer Zelle zwei Kerne eingeschlossen, die dann entweder noch nachträglich durch eine Scheidewand getrennt werden, oder auch wie bei Corydalis cava zu einem einzigen Kern untereinander verschmelzen.

Das Sporangium der Saprolegnien ist Anfangs eine lange von Protoplasma erfüllte Zelle. In derselben werden zunächst die Kerne durch Zweitheilung, die meist gleichzeitig eintritt beträchtlich vermehrt. Später vertheilen sie sich regelmässig im Zellraum. Um jeden Kern sondert sich die angrenzende Protoplasmapartie zu einem kleinen Klümpchen, welches sich auf seiner Oberfläche mit einer festen, glänzenden Hülle umgiebt, und so zerfällt der Zellinhalt gleichzeitig in so viel einzelne Sporen, als kleine Kerne vorher vorhanden waren. Dieselben werden später durch Platzen der Membran der Mutterzelle (des Sporangiums) nach Aussen entleert.

Die früher erwähnte Schwärmerbildung der Radiolarien (Seite 170) ist auch als ein besonderer Fall der Vielzellbildung zu betrachten.

IV. Die Reductionstheilung.

In die letzte Entwicklung der Ei- und Samenzellen greifen eigenthümliche Theilprocesse ein, welche den Zweck haben, die Geschlechtszellen für ihre Bestimmung vorzubereiten. Das Wesentliche derselben beruht darin, dass sich zwei eng zusammengehörige Theilungen unmittelbar aufeinander folgen und zwar so, dass sich an die erste gleich die zweite Theilung anschliesst, ehe noch der Kern in das Ruhestadium eingetreten ist. In Folge dessen werden die aus der ersten Theilung herrührenden Gruppen von Kernsegmenten sofort ohne vorausgegangene Längsspaltung abermals in zwei Tochtergruppen gesondert. Am Schluss der zweiten Theilung erhalten daher die reifen Ei- und Samenzellen nur halb so viel Kernsegmente und in Folge dessen auch nur halb so viel Nucleïnmasse als sonst die Kerne bei einer gewöhnlichen Zelltheilung desselben Thieres. (Hertwig VI. 34.) Dies Verhältniss soll durch den Namen Reductionstheilung (Weismann VI. 77) ausgedrückt werden.

Die Reductionstheilung der Samen- und Eizellen lässt sich am klarsten bei Ascaris megalocephala verfolgen:

In der Hodenröhre wird eine bestimmte Zellenfolge mit dem Namen der Samenmutterzellen belegt. In dem grossen, bläschenförmigen Kern (Fig. 125 *I*) bilden sich aus der chromatischen Substanz (ich wähle zur Beschreibung Asc. megal. bivalens) acht lange Kernfäden, die in zwei Bündel angeordnet und mit der Kernmembran durch überallhin ausgespannte Lininfäden verbunden sind. Während der Nucleolus in einzelne Kügelchen zerfällt, erscheinen dicht an der Aussenfläche der Kernmembran zwei Polkörperchen nahe bei einander im Protoplasma, von einer kleinen Sphäre umgeben (Fig. 125 *II*). Die Segmente verkürzen sich und werden dicker (Fig. 125 *II*, *III*). Die Polkörperchen rücken weiter auseinander und sind schliesslich an entgegengesetzten Punkten des bläschenförmigen

Kerns und zwar in einiger Entfernung von demselben anzutreffen. Zu dieser Zeit sind die Reste des Nucleolus geschwunden; die Kernmembran löst sich auf, die zwei Bündel von je vier Kernsegmenten ordnen sich im Aequator zwischen den Polkörperchen an und trennen sich darauf in zwei Tochterbündel von je zwei Kernsegmenten, die nach den Polen auseinander weichen (Fig. 125 *IV*, Fig. 126 *I*). Die Samenmutterzelle zerfällt hier-

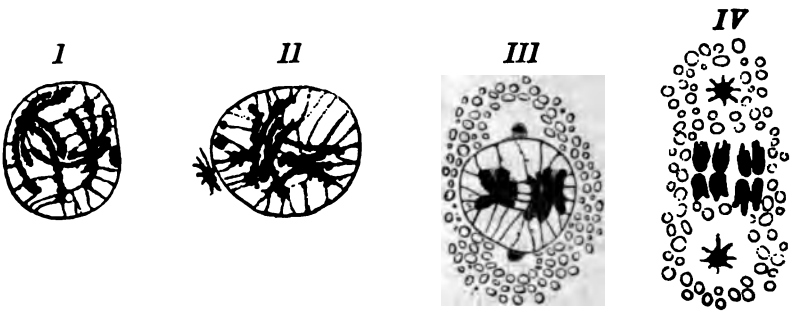


Fig. 125. Vier Kerne von Samenmutterzellen von Ascaris megalocephala bivalens auf verschiedenen Vorbereitungsstadien zur Theilung.

auf durch Einschnürung in zwei gleich grosse Tochterzellen (Fig. 126 *II*). Während noch die Durchschnürung im Gange ist, beginnen schon die Veränderungen, die zur zweiten Theilung führen (Fig. 126 *I*). Das Polkörperchen jeder Tochterzelle spaltet sich in zwei Hälften, welche, von ihren besonderen Sphären umgeben, parallel zur ersten Theilungsebene nach entgegengesetzten Richtungen auseinander rücken (Fig. 126 *II*, *A* und *B*). Die von der ersten Theilung herrührenden Kernsegmente liefern

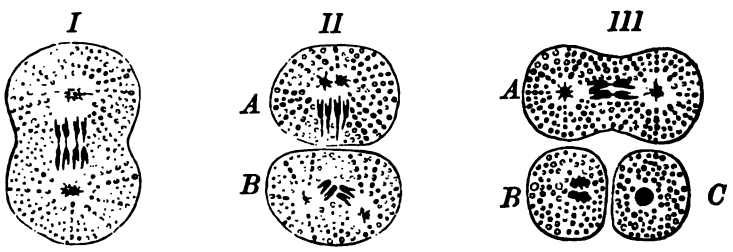


Fig. 126. Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens.

I Theilung der Samenmutterzelle in zwei Samentochterzellen.

II Die beiden Samentochterzellen (*A* u. *B*) bereiten sich gleich nach der ersten Theilung zu einer zweiten Theilung vor.

III Die Samentochterzelle *A* theilt sich in zwei Samenenkelzellen. *B* und *C* sind Samenenkelzellen, welche durch Theilung der Samentochterzelle *B* der Fig. *II* hervorgegangen sind.

mit Uebersprungung des bläschenförmigen Ruhezustandes gleich wieder das Material zur zweiten Theilung. Sie kommen durch Umlagerung zwischen die neuentstandenen Pole der zweiten Theilungsfigur zu liegen (Fig. 126 *II*, *B*) und trennen sich dann in zwei Gruppen von je zwei Kernsegmenten, die nach den Polen auseinander weichen, worauf die zweite Einschnürung beginnt (Fig. 126 *III*, *A*). Während bei der ersten Thei-

lung jede Tochterzelle von den im ruhenden Kern schon vorgebildeten, acht Kernsegmenten deren vier erhält, bekommt jetzt jede Enkelzelle nur ihrer zwei. Denn im Laufe der ohne Ruhezustand sich folgenden zwei Theilungen hat eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Zunahme der Kernsegmente auf dem Wege der Längsspaltung nicht stattgefunden. In Folge dessen ist die Anzahl der Segmente durch die zweite Theilung auf die Hälfte der typischen Zahl herabgesetzt oder reducirt worden.

In genau derselben Weise vollzieht sich eine Reductionstheilung beim Reifeprocess des Eies von Ascaris megalocephala.

Der Samenmutterzelle entspricht das unreife Ei oder die Eimutterzelle. Auch hier entstehen im Keimbläschen acht in zwei Bündeln angeordnete Kernsegmente (Fig. 127 *I*). Nach Auflösung der Kernmembran ordnen sie sich im Aequator der ersten Richtungsspindel an, die zur Oberfläche des Dotters emporsteigt (Fig. 127 *II*) und in früher beschriebener Weise (Seite 184) die erste Polzelle bildet. Dieser Process ist der Theilung der Samenmutterzelle in zwei Tochterzellen vergleichbar. Wie dort (Fig. 126 *I*) erhält von den zwei Bündeln von je vier Segmenten ein jedes der beiden hier ungleich grossen Theilproducte, (Fig. 127 *III*) die Ei-Tochterzelle und die durch Knospung entstandene Polzelle, zwei Tochterbündel von je zwei Segmenten. Auch hier folgt mit Uebersprungung des Ruhestadiums gleich eine zweite Theilung. Aus dem Material der in der Ei-Tochterzelle zurückgebliebenen, halben Spindel bildet sich direkt eine zweite volle Spindel aus mit nur vier paarweise verbundenen Segmenten. Aus der zweiten Knospung entsteht die zweite Polzelle (Fig. 127 *IV*) und die Ei-Enkelzelle oder das reife Ei, ein jedes Theilproduct mit nur zwei Kernsegmenten.

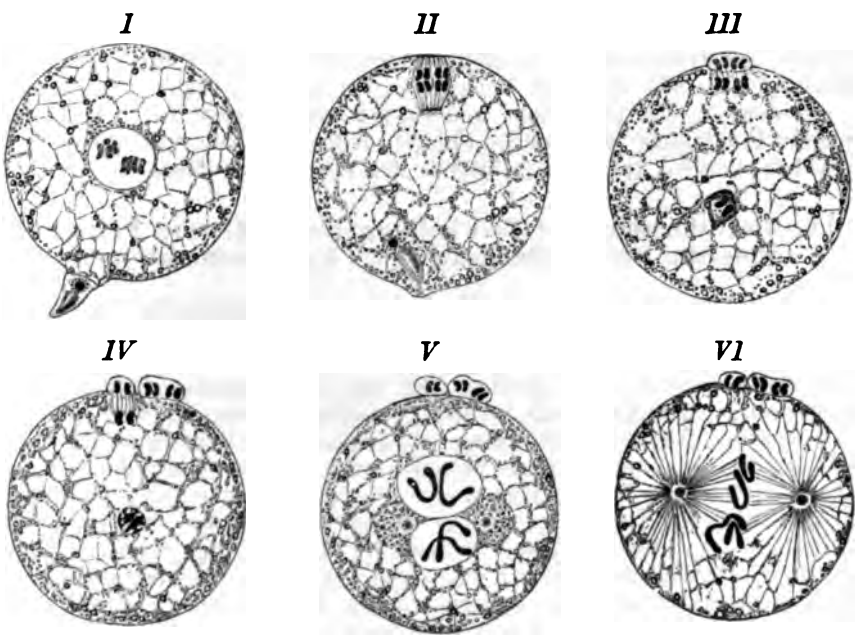


Fig. 127. Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala bivalens.

Abgesehen davon, dass die Theilproducte bei der Eireife von so ungleicher Grösse sind (Knospung), gleichen die Vorgänge den oben beschriebenen Theilungsprocessen bei der Samenbildung so vollständig, dass durch sie Licht auf die Bedeutung der Polzellen geworfen wird. Während aus einer Samenmutterzelle (Fig. 126 *I*) sich vier Samenzellen entwickeln (Fig. 126 *III*, *A B C*), entstehen aus einer Eimutterzelle (Fig. 127 *I*) ein befruchtungsfähiges Ei (Fig. 127 *V*) und drei Abortiveier. Diese haben sich in rudimentärem Zustande erhalten, weil sie bei der physiologisch wichtigen Reductionstheilung eine Rolle spielen.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei den Nematoden, aus welchen hervorgeht, dass die reifen Geschlechtsproducte nur halb so viel Kernsegmente besitzen als die Gewebszellen des betreffenden Organismus, sind noch für viele andere Objecte festgestellt worden: so von Boveri (VI. 6) für die reifen Eizellen von Thieren, welche den verschiedensten Klassen des Thierreichs angehören, von Flemming (VI. 13 *II*), Platner (VI. 52), Henking (VI. 27), Ishikawa (VI. 40), Häcker (VI, 24), vom Rath (VI. 55) für die reifen Samenzellen von Salamandra, Gryllotalpa, Pyrrhocoris, Cyclops etc., von Guignard (VI. 23b) für die bei der Befruchtung in Verwendung kommenden Kerne der Pollenzellen und für den Kern der reifen Eizelle der Phanerogamen.

Auch bei Infusorien findet vor der Befruchtung eine Reduction von Kernsubstanz nach den Untersuchungen von Maupas (VII. 30) und Richard Hertwig (VII. 21) statt, worüber noch einige nähere Angaben in Capitel VII, Seite 216 folgen werden.

In allen hier beschriebenen Fällen geschieht die Reduction der Kernsubstanz vor der Befruchtung der Eizelle durch die Samenzelle. Es scheint nun aber auch die Reduction der Kernmasse, was ja a priori recht gut möglich ist, erst nach der Befruchtung durch die ersten Kerntheilungen erfolgen zu können. In dieser Weise möchte ich wenigstens die so interessanten Beobachtungen deuten, welche Klebahn (VI. 43) bei zwei Vertretern der niederen Algen-Gattung der Desmidiaceen, bei Closterium und Cosmarium, gemacht hat. Eine genauere Darstellung wird erst im Capitel „Befruchtungsprocess" (Seite 224) gegeben werden, auf welches hiermit der Leser hingewiesen wird.

IV. Beeinflussung der Zelltheilung durch äussere Factoren. Abnorme Kerntheilungsfiguren. Kerndegenerationen.

Das complicirte Kräftespiel, das sich dem Beobachter bei jeder Zelltheilung darbietet, kann ebenso wie das früher studirte Phänomen der Protoplasmabewegung durch äussere Factoren in auffälliger Weise beeinflusst werden. Nur werden hier aus naheliegenden Gründen die Verhältnisse verwickelter als bei der Protoplasmabewegung, weil stofflich verschiedene Theile, Protoplasma, Kernsegmente, Spindelfasern, Polkörperchen von der Störung betroffen und in sehr verschiedenartiger Weise abgeändert werden können. — Das ganze Gebiet ist noch wenig experimentell in Angriff genommen. Wenn wir die Frage aufwerfen, wie verhalten sich die einzelnen Stadien des Kerntheilungsprocesses thermischen, mechanischen, elektrischen und chemischen Reizen gegenüber, so können wir nur eine sehr unbefriedigende Antwort darauf geben. Die zusammenhängendsten Untersuchungen besitzen wir zur Zeit über Echinodermen-Eier, deren Verhalten gegen thermische und chemische Reize während der Theilung einer Prüfung unterworfen wurde.

Was zunächst die thermischen Einflüsse betrifft, so ist im Allgemeinen bekannt, dass je nach dem Grade der Temperatur die Zelltheilung langsamer oder rascher verläuft; wo aber das Temperaturoptimum, wo das Minimum liegt, und welche Veränderungen Temperaturen, die über das Optimum hinausgehen, an den Kernfiguren hervorrufen, muss durch Experimente genauer festgestellt werden. Ueber den Einfluss von Kältegraden von 1 bis 4 Grad Celsius habe ich selbst (VI. 32, 33) eine Reihe von Experimenten ausgeführt:

Wenn Echinodermen-Eier 15 bis 30 Minuten lang auf 1 bis 4 Grad Celsius unter 0 abgekühlt werden, während sie sich auf charakteristischen Theilungsstadien befinden, so wird binnen wenigen Minuten der ganze achromatische Theil der Kernfigur rückgebildet und vernichtet, während der chromatische, aus den Kernsegmenten bestehende Theil keine oder nur geringfügige Veränderungen erfährt. Am lehrreichsten sind die Stadien, auf denen die Kernsegmente im Aequator angeordnet (Fig. 128 *A*) oder schon nach beiden Polen vertheilt sind. Wie Figur 128 *B* lehrt, sind die Protoplasmastrahlungen und ebenso die Spindelfasern spurlos verschwunden; die Sphären in der Umgebung der Polkörperchen sind noch durch hellere Stellen im Dotter bezeichnet. Die Kernsegmente allein sind nach Aussehen und Lage ganz unverändert geblieben.

Fig. 128. *A* **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus 1 Stunde 20 Minuten nach der Befruchtung.**
B **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus, welches 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 2 Stunden 15 Minuten in eine Kältemischung von — 2° C. gebracht und dann getödtet wurde.**

Während der Dauer der Kältewirkung bleibt die Kernfigur in diesem Zustand fest gebannt; die Starre beginnt aber in kürzester Zeit zu schwinden, wenn die Eier in einem Tropfen Wasser auf einen Objectträger gebracht und unter dem Einfluss der Zimmertemperatur allmählich erwärmt werden. Schon nach 5 bis 10 Minuten bilden sich die beiden Polstrahlungen an denselben Stellen, erst schwach, dann in ursprünglicher Schärfe wieder aus; zwischen den beiden Polen treten wieder die Spindelfasern hervor, worauf es bald zur regelrechten Theilung kommt. In diesen Fällen hat die Kälte nur als Hemmung gewirkt. Der Theilungsprocess setzt einfach an dem Punkte wieder ein, an welchem er durch die Kälte zum Stillstand gebracht worden war.

Intensivere Störungen werden durch 2- bis 3stündige Abkühlung auf 2 bis 3 Grad Celsius unter 0 hervorgerufen. Die ganze Kernfigur wird von Grund aus umgeändert und muss sich, wenn die Kältestarre vorüber ist, wieder von Anfang an neu aufbauen, wozu eine längere Zeit der Erholung erforderlich ist. Entweder verschmelzen die Kernsegmente zu einem unregelmässigen, gezackten Körper untereinander, oder es bildet sich sogar aus ihnen wieder, wie bei dem Reconstructionsprocess nach der Theilung, ein kleiner bläschenförmiger Kern. Dann beginnen von Neuem Veränderungen, welche zur Entstehung von Polstrahlungen und von häufig mehr oder minder abnorm gestalteten Kerntheilungsfiguren führen. Auch die Theilung des Eikörpers erfolgt nicht nur sehr verspätet, sondern ist oft pathologisch abgeändert.

In analoger Weise wie die Kälte, haben einige chemische Stoffe (Chinium sulfuricum in 0,05%iger Lösung und 0,5 % Chloralhydrat) eine überraschende Wirkung auf den Theilungsprocess. Werden Eier, welche die Spindel gebildet haben und äquatoriale Anordnung der Kernsegmente zeigen, 5 bis 10 Minuten der Einwirkung der oben genannten Stoffe ausgesetzt, so beginnen bald die Polstrahlungen vollkommen zu verschwinden, entstehen aber nach einiger Zeit der Ruhe wieder von Neuem, worauf es zu normaler Theilung kommt. Bei einer Einwirkung der Stoffe während 10 bis 20 Minuten jedoch wird die Störung eine tiefer greifende und führt in vielen Fällen einen sehr eigenthümlichen und in seiner Art typischen Verlauf des Theilungsprocesses herbei. Nicht nur die Polstrahlungen und die Spindelfasern werden vollkommen zurückgebildet, sondern es geht auch aus den Kernsegmenten in langsamer Umwandlung der bläschenförmige Ruhezustand des Kerns wieder hervor (Fig. 129 *A*). Derselbe giebt bald den Ausgangspunkt für eine neue, jetzt aber wesentlich modificirte Theilung ab (O. und R. Hertwig VI. 38).

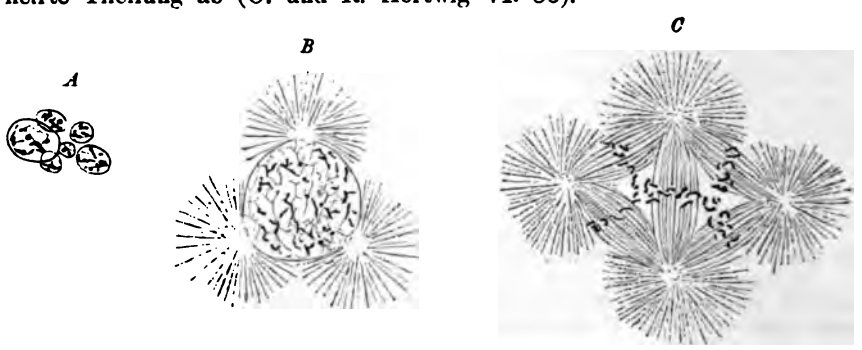


Fig. 129. Kerne von Eiern von Strongylocentrotus, welche 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,025procentigen Chininlösung gelegen haben.

A Kernfigur eines Eies, das eine Stunde nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetödtet wurde. *B* Kernfigur eines Eies, das etwas später abgetödtet wurde. *C* Kernfigur eines Eies, das 2 Stunden nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetödtet wurde.

Anstatt zweier, bilden sich gleich vier Strahlungen an der Oberfläche der Kernblase aus (Fig. 129 *B*, in welcher eine Strahlung verdeckt ist). Diese werden nach Behandlung mit Chinin bald scharf ausgeprägt, bleiben dagegen nach Chloralbehandlung auf die Dauer matt und auf die nächste Umgebung des Kerns beschränkt. Hierauf löst sich die Kernmembran

auf; zwischen den vier Polen entwickeln sich fünf Spindeln, auf welche sich die Kernsegmente in äquatorialer Anordnung vertheilen und dabei eine charakteristische Figur erzeugen (Fig. 129 *C*). Dann weichen die Kernsegmente nach den vier Polen auseinander und geben die Grundlage für vier bläschenförmige Kerne ab, welche nach der Oberfläche des Dotters auseinander rücken. Das Ei beginnt sich darauf durch zwei Kreuzfurchen den Kernen entsprechend in vier Lappen einzuschnüren; in der Regel kommt es aber nicht zu einer vollständigen Theilung in vier Stücke, sondern zuvor schicken sich die vier Kerne wieder zu einer neuen Theilung an, indem sie sich in Spindeln mit zwei Polstrahlungen umwandeln. Dabei vertiefen sich die eben erwähnten Einschnürungen langsam, und jede Spindel kommt in einen Höcker oder eine Knospe zu liegen. Entweder wird die Trennung jetzt schon eine ziemlich vollständige, oder es treten, noch ehe die Furchen weit in den Dotter eingeschnitten haben, die vier Spindeln, indem die Kernsegmente nach den Polen auseinanderweichen, zuvor in Theilung ein. Dies hat dann wieder zur Folge, dass sich die vier ersten Höcker, noch ehe sie voneinander getrennt sind, abermals einzuschnüren beginnen (Knospenfurchung).

Das Auffälligste bei den beschriebenen Erscheinungen ist das plötzliche Auftreten von vier Polstrahlungen, denen nach Allem, was wir wissen, ebenso viele Polkörperchen zu Grunde liegen müssen. Eine Erklärung hierfür bietet sich in den Vorgängen, welche sich an die Befruchtung des Echinodermen-Eies anschliessen und welche ihre Besprechung auf Seite 209 finden, auf welche hiermit verwiesen wird.

Modificationen von der in Figur 129 *C.* dargestellten Form der Kernumwandlung kommen nicht selten vor; sie bestehen darin, dass eine Strahlung von den drei übrigen etwas weiter entfernt liegt (Fig. 130).

Fig. 130.

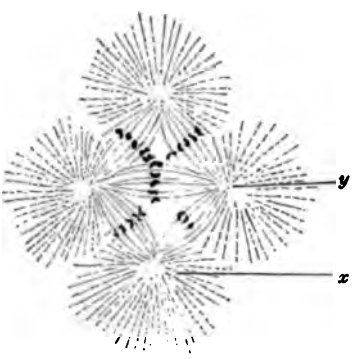


Fig. 131.

Fig. 130 u. 131. Vierpolige Kernfiguren von Eiern von Strongylocentrotus, die 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,05procentigen Chininlösung gelegen haben und nach Herausnahme aus der Chininlösung nach 2 Stunden getödtet worden sind.

In diesem Fall sind nur die drei näher zusammen gelegenen Strahlungen durch drei Spindeln zu einem Triaster vereinigt. Im Mittelpunkt des so gebildeten gleichschenkligen Dreiecks stossen drei Kernplatten zusammen, wieder eine regelmässige Figur erzeugend. Die vierte abseits liegende Strahlung verbindet sich durch eine einzige Spindel mit der nächsten Strahlung des Triasters.

Als ein Uebergang zwischen den Figuren 129 und 130 lässt sich

wohl Figur 131 betrachten. Hier gehen von der mehr isolirt gelegenen Strahlung x zwei Spindeln nach dem übrigen Theil der Kernfigur, welche einen Triaster darstellt. Von den beiden Spindeln ist die eine nur schwach und unvollständig ausgebildet und fällt sofort durch die geringe Anzahl ihrer Kernsegmente auf. Sie würde wahrscheinlich gar nicht zur Anlage gelangt sein, wenn die Strahlung x noch etwas weiter von der Strahlung y entfernt wäre.

Drei-, vier- und mehrpolige Kerntheilungsfiguren (Triaster, Tetraster, Polyaster, pluripolare Mitosen) sind auch in krankhaft veränderten Geweben von pathologischen Anatomen, Arnold, Hansemann, Schottländer, Cornil, Denys etc. (VI. 1, 10, 11, 25, 67), häufig beobachtet worden, besonders häufig in bösartigen Geschwülsten, wie in den Carcinomen. Sie gleichen in auffallender Weise den an Eizellen experimentell erzeugten und in den Figuren 129 bis 131 abgebildeten Kernfiguren. Wahrscheinlich ist auch hier die Ursache für die abnormen Erscheinungen in chemischen Reizen zu suchen. So konnte Schottländer (VI. 67) pathologische Kerntheilungen im Endothel der Descemet'schen Membran dadurch hervorrufen, dass er die Hornhaut des Froschauges mit Chlorzinklösung von bestimmter Concentration anätzte und so in Entzündung versetzte. Bemerkenswerth ist das veränderliche Zahlenverhältniss der Kernsegmente in den einzelnen Spindeln. Denn während in einigen Spindeln zwölf Segmente, wurden in anderen nur sechs oder sogar nur drei von Schottländer aufgefunden. Dieselbe Erscheinung wurde bei den Echinodermen-Eiern beobachtet.

Mehrpolige Kerntheilungsfiguren können übrigens wahrscheinlich noch durch andere Ursachen, von denen uns zur Zeit die wenigsten bekannt sind, veranlasst werden. Eine häufige Ursache ist zum Beispiel das Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle. Man kann leicht einen solchen Zustand auf experimentellem Wege willkürlich hervorrufen, wenn man Eizellen durch irgend welche geeignete Eingriffe schädigt und dann befruchtet (Fol VI. 19b, Hertwig VI. 30a, 32, 33, 38). Anstatt eines einzigen Samenfadens, wie es bei der normalen Befruchtung die Regel ist, dringen dann zwei, drei und mehr in den Dotter hinein. Die Folge einer derartigen Ueberfruchtung (Polyspermie) ist die Ausbildung vieler, der Zahl der eingedrungenen Samenfäden entsprechender Samenkerne. Dieselben legen sich zum Theil dem Eikern an, und da jeder von ihnen ein Centralkörperchen mit in das Ei hineingebracht hat, entstehen um den Eikern entsprechend viele Polstrahlungen. Und so wandelt sich, je nach der Zahl der Samenfäden, der Eikern in eine drei-, vier- und mehrstrahlige Kerntheilungsfigur um.

Auch die nicht mit dem Eikern verbundenen, sondern bei der Ueberfruchtung im Dotter isolirt gebliebenen Samenkerne werden sehr häufig der Ausgang eigenthümlicher, mehrpoliger Kernfiguren. Zunächst werden sie zu kleinen Samenspindeln. Benachbarte Spindeln rücken dann häufig zusammen der Art, dass zwei Polstrahlungen und mithin wohl auch die in ihnen gelegenen Polkörperchen zu einem einzigen verschmelzen. Auf diese Weise können durch allmählich erfolgende Verschmelzungen, namentlich bei höheren Graden der Ueberfruchtung, die verschiedenartigsten Spindelaggregate zu Stande kommen. Auch die vom mehrfach befruchteten Eikern ausgehende, vielstrahlige Figur kann nachträglich durch Anlagerung von Samenspindeln noch eine complicirtere Structur erhalten.

In ähnlicher Weise erkläre ich mir die interessanten Befunde, welche

an den Riesenzellen des Knochenmarks von Denys und an den Riesenzellen der embryonalen Säugethierleber von Kostanecki (VI. 46) beobachtet worden sind. Im Verhältniss zu den zahlreichen Kernen werden auch viele Centralkörperchen in der Zelle enthalten sein. Wenn daher das ganze Kernaggregat in Theilung eintritt, werden sich viele Polstrahlungen entwickeln müssen, zwischen denen sich dann die Kernsegmente, deren Zahl unter Umständen mehrere hundert betragen kann, zu eigenthümlich verzweigten Kernplatten anordnen, wie eine solche in Figur 132 nach Kostanecki abgebildet worden ist. Wenn sich später die Muttersegmente in Tochtersegmente spalten, wandern letztere gruppenweise nach den einzelnen Polen der complicirten Kerntheilungsfigur und bilden dort zahlreiche, kleine Kreise (Fig. 133). Aus jedem Kreis wird weiterhin ein Kern; zuletzt theilt sich die Riesenzelle in so viele Stücke als Kerne, resp. Kreise von Tochtersegmenten, vorhanden waren.

In dieselbe Reihe gehören die von Henneguy (VI. 28) am Forellenei gemachten Beobachtungen. Bekanntlich sind bei partiell sich furchenden Eiern zahlreiche Kerne, die Merocyten, in der Dotterschicht, welche unter den Keimzellen liegt, zerstreut. Zuweilen treten einige von ihnen, indem sie sich zur Theilung gleichzeitig vorbereiten, zu kleinen Spindelaggregaten zusammen. Dafür, dass die Pole hierbei als Attractionscentren wirken, ist sehr lehrreich der folgende von Henneguy mitgetheilte Fall (Fig. 134):

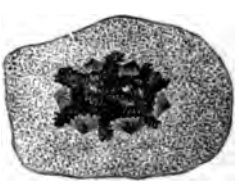


Fig. 132.

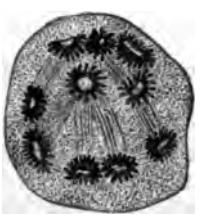


Fig. 133.

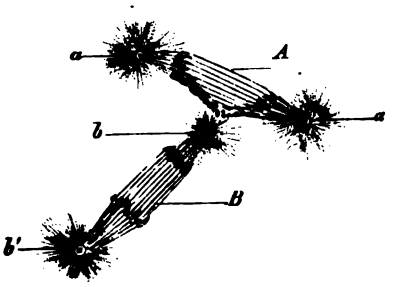


Fig. 134.

Fig. 132. Vielpolige Kerntheilungsfigur mit vielen Gruppen von Muttersegmenten aus einer Riesenzelle der embryonalen Säugethierleber. Nach KOSTANECKI.

Fig. 133. Vielpolige Kerntheilungsfigur einer Riesenzelle aus der embryonalen Säugethierleber. Die Tochtersegmente bilden viele Gruppen, die nach den zahlreichen Polen zu auseinander gerückt sind. Nach KOSTANECKI.

Fig. 134. Zwei Kernspindeln aus dem Dotter einer Forellenkeimscheibe. Das Polkörperchen der einen Spindel übt einen störenden Einfluss auf die Anordnung und Vertheilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel aus. Nach HENNEGUY.

Zwei in Theilung begriffene Merocyten liegen in der gemeinsamen Dottermasse dicht bei einander und zwar so, dass die Spindelaxe von *B* in ihrer Verlängerung die Spindel *A* im Aequator schneiden würde und dass das eine Polkörperchen *b* sich in grosser Nähe von Spindel *A* befindet. Dadurch ist bei der letzteren die Vertheilung der Tochtersegmente in ganz auffälliger Weise gestört worden. Anstatt in zwei Gruppen nach den Polen *a a*, wie bei normalem Verlauf, auseinander zu weichen, hat sich eine Anzahl von ihnen, welche sich am meisten in der Wirkungssphäre des Polkörperchens *b* der nahegelegenen, fremden Spindel

befunden hat, nach *b* begeben. Mit einem Wort: das Polkörperchen der einen Spindel hat ganz offenbar einen störenden Einfluss auf die Anordnung und Vertheilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel ausgeübt.

An demselben Object hat Henneguy in Keimzellen, die sich von der Merocytenschicht nachträglich abtrennen, auch Triaster, wie ein solcher in Figur 135 abgebildet ist, und Tetraster wahrgenommen.

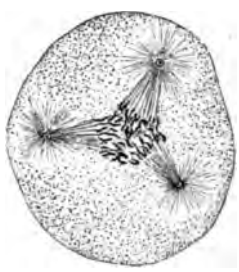


Fig. 135.

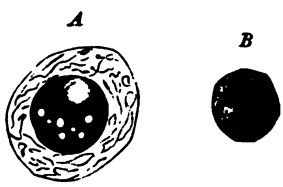


Fig. 136.

Fig. 135. Zelle mit einer dreipoligen Kernfigur aus einem Forellenkeim. Nach HENNEGUY.

Fig. 136. ***A*** **Samenzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von Salamandra maculata.** Aus FLEMMING Taf. 25, Fig. 51a.

B **Zwischenkörperchen (corps résiduel) aus dem Hoden von Ascaris megalocephala. Kernrückbildung.**

Am Schluss des vierten Abschnitts sei endlich noch auf Degenerationsvorgänge hingewiesen, denen zuweilen die Zellkerne unterliegen, wahrscheinlich, weil sie sich unter schädlichen Einflüssen befinden. Namentlich in den Geschlechtsorganen scheinen sich häufig einzelne Keimzellen oder Gruppen von solchen, ehe sie die volle Reife erlangt haben, zurückzubilden, wie von Flemming und Hermann für Salamandra maculata, von mir für Ascaris megalocephala festgestellt worden ist. An den Kernen geht das Gerüst zu Grunde. Das Nucleïn sammelt sich zu einem compacten Klumpen an, der sich durch eine auffallend starke Färbbarkeit in den verschiedensten Farbstoffen auszeichnet. Das Protoplasma nimmt im Verhältniss zu entsprechenden normalen Keimzellen an Masse ab. Derartig verkümmerte Zellen mit ganz desorganisirten Kernen sind in Figur 136 abgebildet. *A* ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von Salamandra, *B* eine Keimzelle von Ascaris, wie sie sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen corps résiduel oder Zwischenkörperchen bekannt ist. Wasielewski hat durch Injection von Terpentin in den Hoden von Säugethieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der Degeneration auf experimentellem Wege versetzen können.

Ueber die physiologische Bedeutung des Kerntheilungsprocesses vergleiche Capitel IX, Abschnitt 3, besonders den Theil: Die gleichwerthige Vertheilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.

Literatur. VI.

1) **Julius Arnold.** *Ueber die Theilungsvorgänge an den Wanderzellen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXX. Ferner mehrere Aufsätze in Virchow's Archiv. Bd. XCIII, XCVIII, CIII.*

2a) **Auerbach.** *Organologische Studien. Zweites Heft. Ueber Neubildung und Vermehrung der Zellkerne.*

2b) *Derselbe. Zur Kenntniss der thierischen Zellen. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1890.*

3) **Balfour.** *Handb. der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. Jena 1881.*

4a) **van Beneden.** *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. Vol. IV. 1883.*

4b) **van Beneden u. Neyt.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.*

5) **Born.** *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXIV.*

6) **Boveri.** *Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift. 1887, 1888, 1890.*

7) *Derselbe. Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung der Eier. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München. 1887.*

8) **Brandt.** *Neue Radiolarienstudien. Mittheil. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte. Januar 1890.*

9) **Carnoy.** *Siehe Literatur IV.*

10) **Cornil.** *Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. Arch. de phys. norm. et patholog. 1887.*

11) *Derselbe. Sur le procédé de division indirecte des noyaux et des cellules epithéliales dans les tumeurs. Arch. de phys. norm. et path. 3. sér. T. VIII.*

12) **W. Flemming.** *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.*

13) *Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. I. Theil. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXIX. 1887. II. Theil: Ebenda. Bd. XXXVII. 1891.*

14) *Derselbe. Ueber Zelltheilung. Verhandl. der anat. Gesellschaft zu München. 1891. pag. 125.*

15) *Derselbe. Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten u. über deren Attractionssphären. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVII. 1891. pag. 249.*

16) *Derselbe. Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIV.*

17) *Derselbe. Attractionssphäre u. Centralkörper in Gewebszellen u. Wanderzellen. Anat. Anzeiger. 1891.*

18) **Fol.** *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Vol. VII. 1873.*

19a) *Derselbe. Sur le commencement de l'hénogénie. Archives des sciences phys. et natur. Genève 1877.*

19b) *Derselbe. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15. Oct. 1883.*

20) *Derselbe. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil zoologique suisse.*

21) **Frenzel.** *Die nucleoläre Kernhalbirung etc. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.*

22) **Göppert.** *Kerntheilung durch indirecte Fragmentirung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVII. 1891.*

23a) **Guignard.** *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales des scienc. nat. 6. sér. T. XVII. 1884.*

23b) *Derselbe. Nouvelles études sur la fécondation, comparaison etc. Annales des scienc. nat. T. XIV. Botanique. 1891.*

24) **V. Häcker.** *Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. V.*

25) **David Hansemann.** *Ueber pathologische Mitosen. Virchow's Archiv. Bd. CXXIII. 1891.*

26) *Derselbe. Ueber asymmetrische Zelltheilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. Virchow's Archiv. Bd. CXIX.*

27) **Henking.** *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. Theil 1–3. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIX, LI, LIV.*

28) **Henneguy.** *Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anatomie. Bd. XXVII. 1891.*

29) **F. Hermann.** *Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVII. pag. 569.*

30a) **O. Hertwig.** *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbücher. Bd. I, III u. IV. 1875, 1877, 1878.*

30b) *Derselbe. Die Chaetognathen, eine Monographie. 1880.*

31) **O. Hertwig.** *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.*
32) *Derselbe. Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung.*
33) *Derselbe. Ueber pathologische Veränderung des Kerntheilungsprocesses in Folge experimenteller Eingriffe. Internationale Beiträge zur wissenschaftl. Medicin.*
34) *Derselbe. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulüre Streitfragen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.*
35) **R. Hertwig.** *Beiträge zur Kenntniss des Aeineten. Morphol. Jahrbücher. Bd. I. 1875.*
36) *Derselbe. Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.*
37) *Derselbe. Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirogona gemmipara. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877.*
38) **O. u. R. Hertwig.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.*
39) **E. Heuser.** *Beobachtungen über Zelltheilung. Botanisches Centralblatt. 1884.*
40) **Ishikawa.** *Studies of reproductive elements. 1. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journal of the college of science. Imperial university. Japan. Vol. V. 1891.*
41) **Johnson.** *Amitosis in the embryonal envelopes of the scorpion. 1892. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXII. 1892.*
42) **Johow.** *Die Zellkerne von Chara foetida. Botanische Zeitung. 1881.*
43) **Klebahn.** *Die Keimung von Closterium und Cosmarinum. Pringsheims Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXII.*
44) **Kölliker.** *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1844.*
45) *Derselbe. Die Lehre von der thierischen Zelle. In Schleiden u. Nägeli's wissenschaftl. Botanik. Heft 2.*
46) **v. Kostanecki.** *Ueber Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen aus der embryonalen Säugethierleber. Anatomische Hefte. 1892.*
47) **H. v. Mohl.** *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung. Dissertation. Tübingen 1835. Flora 1837.*
48) **Nägeli.** *Zellkern, Zellbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. In Schleiden und Nägeli's Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. II u. III.*
49) **Pflüger.** *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. die gesammte Physiologie. Bd. XXXI u. XXXII. 1883.*
50) *Derselbe. Ueber die Einwirkung der Schwerkraft u. anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. 3. Abh. Archiv f. d. gesammte Physiologie. Bd. XXXIV. 1884.*
51) **Platner.** *Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internationale Monatsschrift. Bd. III. 1885.*
52) *Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.*
53) **Rabl.** *Ueber Zelltheilung. Morpholog. Jahrb. Bd. X. 1885 und Anat. Anzeiger. Bd. IV. 1889.*
54) **Ranvier.** *Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1888.*
55) **O. vom Rath.** *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Reductionstheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.*
56) **Rauber.** *Formbildung u. Cellularmechanik. Morpholog. Jahrbüch. Bd. VI.*
57) *Derselbe. Thier u. Pflanze. Akademisches Programm. Zoolog. Anzeiger. 1881.*
58) **Reichert.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. etc. 1847.*
59) *Derselbe. Der Furchungsprocess u. die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müller's Archiv. 1846.*
60) **Remak.** *Ueber extracellulare Entstehung thierischer Zellen u. über Vermehrung derselben durch Theilung. Müller's Archiv. 1852.*
61) *Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855.*
62) **Retzius.** *Studien über die Zellentheilung. Biolog. Untersuchungen. Jahrgang 1881.*
63) **Roux.** *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.*
64) **Sachs.** *Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. II.*
65a) **Schäfer.** *On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. Proceedings of the royal society. London 1880.*
65b) **Schewiakoff.** *Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morpholog. Jahrbüch. Bd. XIII. 1888.*
66) **Schneider.** *Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. oberhessischen Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. 1873.*

67) **Schottländer.** *Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXI. 1888.*
68) **Max Schultze.** *De ovorum ranarum segmentatione, quae Furchungsprocess dicitur. Bonn 1863.*
69) *Derselbe. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLV. 1887.*
70) **Solger.** *Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anatom. Anzeiger. 1891. pag. 162.*
71) **Ed. Strasburger.** *Zellbildung u. Zelltheilung. 3. Aufl. 1880.*
72) *Derselbe. Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXIII. Bonn 1884.*
73) *Derselbe. Histologische Beiträge. Heft I: Ueber Kern- u. Zelltheilung im Pflanzenreiche etc. Jena 1888.*
74) **Vejdovsky.** *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.*
75) **Vialleton.** *Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Paris 1888.*
76) **Waldeyer.** *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mihroskop. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.*
77) **Weismann.** *Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.*
78) **R. Zander.** *Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zelltheilung. Biolog. Centralblatt. Bd. XII. 1892.*
79) **H. E. Ziegler.** *Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Biolog. Centralblatt. Bd. XI. 1891.*
80) **Ziegler u. vom Rath.** *Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biolog. Centralblatt. Bd. XI. 1891.*
81) **Bütschli.** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch. 1876.*
82) **Rich. Hertwig.** *Ueber die Kerntheilung bei Actinosphärium. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1884.*
83) *Derselbe. Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsberichte d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. IV. 1888.*
84) *Derselbe. Ueber Kernstructur und ihre Bedeutung für Zelltheilung u. Befruchtung. Ebenda. Bd. IV. 1888.*
85) **Oscar Hertwig.** *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift. 1884.*
86) **Blochmann.** *Ueber directe Kerntheilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.*
87) **v. Davidoff.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva, einer zusammengesetzten Ascidie. Mittheil. aus d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. IX.*

SIEBENTES CAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

V. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung.

Die im sechsten Capitel besprochene Fortpflanzung der Zellen auf dem Wege der Theilung scheint, wenigstens für die Mehrzahl der Organismen, keine in sich unbegrenzte zu sein; der Vermehrungsprocess kommt nach kürzeren oder längeren Zeiträumen zu einem Stillstand, wenn er nicht durch Vorkehrungen, die man unter dem Namen der Befruchtung zusammenfassen kann, wieder von Neuem angefacht wird. Nur die allerniedrigsten Organismen, wie die Spaltpilze, scheinen sich allein durch fortgesetzte Theilung in das Unbegrenzte vermehren zu können, dagegen kann für den grössten Theil des Pflanzen- und Thierreichs das allgemeine Gesetz aufgestellt werden, dass nach einer Periode der Massenzunahme durch Theilung in Zellen, eine Periode eintritt, in welcher zwei Zellen verschiedener Herkunft untereinander verschmelzen müssen, und dass das Verschmelzungsprodukt erst wieder einen Elementarorganismus liefert, der den Ausgang für eine neue Periode der Vermehrung durch Theilung bildet.

In Folge dessen gestaltet sich die Vermehrung der Elementarorganismen und damit das Leben selbst zu einem cyklischen Process. Nachdem Generationen von Zellen durch Theilung entstanden sind, führt der Kreislauf des Lebens immer wieder zu demselben Ausgangspunkt zurück, dass sich zwei Zellen im Befruchtungsakt vereinigen und zum Anfang einer neuen Generationsreihe werden. Derartige Cyclen nennt man Zeugungskreise. Sie treten uns im ganzen Organismenreich in den mannichfachsten Formen entgegen.

Bei den Einzelligen z. B. besteht der Zeugungskreis aus zahlreichen, unter Umständen nach Tausenden zählenden, einzellebenden Individuen. Der befruchtete Elementarorganismus vermehrt sich durch wiederholt eintretende Theilungen in Nachkommen, die der Befruchtung nicht bedürfen, bis ein Zeitpunkt eintritt, wo ein neuer Zeugungsakt zwischen den ungeschlechtlich entstandenen Generationen stattfindet. Am genauesten hat man diese Verhältnisse bisher bei den Infusorien untersucht. So hat Maupas (VII. 30, Seite 407) bei einer Art derselben, bei Leucophrys patula durch zahlreiche Experimente festgestellt, dass erst nach 300 Gene-

rationen, die aus einem befruchteten Individuum durch Theilung hervorgegangen sind, der Zeugungskreis abgeschlossen wird, indem die Nachkommen erst jetzt wieder die Neigung und Fähigkeit zur geschlechtlichen Conjugation zeigen. Bei Onychodromus grandis tritt dieser Zustand schon etwa nach der 140sten Generation und bei Stylonichia pustulata nach der 130sten Generation ein.

Bei vielzelligen Organismen bleiben die Zellen, die aus dem befruchteten Ei durch Theilung ihren Ursprung nehmen, vereint, um einen Zellenstaat oder ein organisches Individuum höherer Ordnung zu bilden. Sie lassen sich von dem allgemeinen Gesichtspunkt aus, von dem wir hier die Sexualfrage behandeln, der Gesammtheit der sich durch Theilung ungeschlechtlich vermehrenden Zellindividuen vergleichen, die nach der Copulation aus einem Mutterinfusor entstanden sind. Der Zeugungskreis wird wieder geschlossen, wenn sich im vielzelligen Organismus Geschlechtszellen anlegen, und wenn sie durch ihre Vereinigung in Folge des Befruchtungsprocesses den Ausgangspunkt für neue Generationen sich theilender Zellen abgeben. Die Zeugungskreise können in diesem Fall ein sehr verschiedenes Bild darbieten und zuweilen eine sehr complicirte Beschaffenheit annehmen.

Den einfachsten Fall bieten manche niedere, vielzellige Algen, wie Eudorina, Pandorina. Durch wiederholte Theilung der befruchteten Zelle entsteht eine Zellenkolonie (Fig. 137). Nach einer bestimmten Lebensdauer werden alle Zellen zu Geschlechtszellen. Zum Zwecke der Zeugung löst sich der ganze durch Zelltheilung entstandene Complex wieder in seine einzelnen Bestandtheile auf, welche zum Ausgang für neue Zeugungskreise dienen.

Die hier zur Geltung kommende Fähigkeit jeder Zelle, den ganzen vielzelligen Organismus wieder zu reproduciren, hört auf wirksam zu werden, sowie der vielzellige Organismus einen irgendwie höheren Grad von Ausbildung erreicht. Dann sondert sich das aus einem befruchteten Ei abstammende, sich durch Theilung in's Ungemessene vermehrende Zellenmaterial in zwei Gruppen, in Zellen, die zum Aufbau der Gewebe und Organe der Pflanze oder des Thieres dienen, und in Zellen, die zur Zeugung bestimmt sind. In Folge dessen bleibt gewöhnlich der Organismus, auch wenn er in die Zeit der Geschlechtsreife eingetreten ist, als solcher erhalten; er sondert nur die Geschlechtszellen von sich ab, um sich in neuen Zeugungskreisen zu vervielfältigen, bis er selbst durch Abnutzung seiner Körperzellen oder durch irgend welche andere Ursachen dem Untergang unterliegt (Nussbaum VII. 33, Weismann VII. 48).

In seiner reinsten Form ist ein streng geschlossener Cyklus nur bei den höheren Thieren anzutreffen, bei welchen eine Vervielfältigung der Individuen allein auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung möglich ist. In vielen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs aber läuft neben der geschlechtlichen noch eine ungeschlechtliche Vermehrung einher. Ausser den befruchtungsbedürftigen Zellen lösen sich vom Organismus auch einzelne, der Befruchtung nicht bedürftige Zellen (Sporen, Jungferneier), oder grössere Gruppen von solchen ab (Knospen, Sprossen) und geben auf ungeschlechtlichem Wege durch fortgesetzte Theilung neuen Organismen den Ursprung (vegetative Vermehrung). Oder allgemein ausgedrückt, zwischen zwei Befruchtungsakte schieben sich zahlreiche Folgen von Zelltheilungen ein, die aber nicht einem einzigen physiologischen Individuum höherer Ordnung angehören,

sondern sich auf zahlreiche Individuen vertheilen. Zwei Unterfälle sind hier wieder möglich:

In einem Fall ist der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus selbst nicht im Stande, Geschlechtszellen zu bilden; er vermehrt sich allein auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospen, durch Sporen oder parthenogenetische Eier. Erst diese oder noch entferntere, auch ungeschlechtlich erzeugte Nachkommen werden geschlechtsreif, erhalten die Fähigkeit zur Ei- und Samenbildung. Man bezeichnet einen solchen Zeugungskreis als einen regelmässigen Generationswechsel (Hydroidpolypen, Trematoden, Cestoden, Parthenogenese der Aphiden, Daphniden etc. Höhere Kryptogamen).

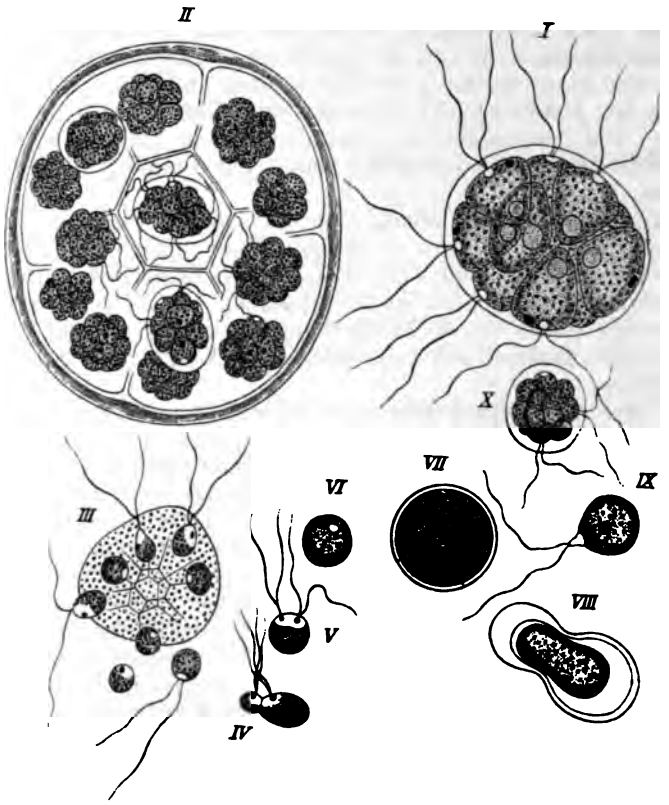


Fig. 137. Entwicklung von Pandorina Morum nach Pringsheim. Aus Sachs Fig. 411.

I Eine schwärmende Familie; *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; *III* eine geschlechtliche Famile, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygote; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygote in eine grosse Schwärmzelle; *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.

Im zweiten Fall vermehrt sich der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus sowohl durch Geschlechtszellen als auch auf ungeschlechtlichem Wege. Die Folge davon ist, dass bei derselben Thier- oder Pflanzenart die einzelnen Zeugungskreise ein verschiedenes Aussehen und einen verschiedenen Umfang gewinnen müssen.

Zwischen der ersten und dem Eintritt der zweiten Befruchtung können entweder nur Zellfolgen liegen, welche einem einzigen Individuum angehören, wenn das befruchtete Ei von diesem abstammt, oder es schieben sich Zellfolgen dazwischen, welche sich auf mehrere, unter Umständen sehr zahlreiche Individuen vertheilen, indem erst die Eier eines durch Knospung erzeugten Individuums wieder befruchtet werden. In Folge dessen gewinnt hier die Befruchtung den Charakter eines facultativen, für die Erhaltung der Art nicht durchaus nothwendigen Processes, wenigstens solange nicht der Beweis geführt ist, dass der vegetativen Vermehrung bestimmte Grenzen gesteckt sind. Ein solcher Beweis aber ist zur Zeit für viele Pflanzen nicht zu führen, welche sich durch Reiser, Knollen etc. anscheinend in's Unbegrenzte vermehren lassen.

Wenn wir im Hinblick auf derartige Fälle auch zugeben müssen, dass der Lebensprocess sich ohne den Akt der Befruchtung einfach durch fortgesetzte Selbsttheilung der Zellen endlos fortsetzen kann, so werden wir auf der anderen Seite doch bei der weiten Verbreitung der Befruchtungseinrichtungen im ganzen Organismenreich schliessen dürfen, dass es sich bei der Befruchtung um fundamentale Fragen des Lebensprocesses und um fundamentale Eigenschaften des Zellenlebens handelt. Die Befruchtung ist ein cellulares Problem.

Der Gegenstand unseres siebenten Capitels steht daher mit dem Studium der Zelle, insbesondere mit ihren Eigenschaften der Reizbarkeit und Theilbarkeit im engsten Zusammenhang; er lässt sich in 2 Abschnitte zerlegen, in die Morphologie und in die Physiologie des Befruchtungsprocesses.

I. Die Morphologie des Befruchtungsprocesses.

Bei drei Objecten ist bisher der Befruchtungsprocess am eingehendsten bis in das feinste Detail hinein verfolgt worden, am thierischen Ei, am Embryosack der Phanerogamen und bei den Infusorien. Trotzdem die drei Objecte den verschiedenen Reichen der Organismenwelt angehören, zeigen sie uns eine wunderbare Uebereinstimmung in allen einzelnen Processen der Befruchtung. Mit ihrem Studium wird daher dieser Abschnitt gleich am zweckmässigsten eröffnet. Dann werden wir uns von allgemeineren, vergleichend morphologischen Gesichtspunkten aus noch zu beschäftigen haben:

1) mit der verschiedenen Form der Geschlechtszellen, mit der Aequivalenz der beim Zeugungsakt betheiligten Zellstoffe und mit dem Begriff „männliche und weibliche Geschlechtszelle",

2) mit den Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und der Entstehung der Geschlechtsdifferenzen im Thier- und Pflanzenreiche.

1) Die Befruchtung des thierischen Eies.

Die classischen Objecte für das Studium der Befruchtungsvorgänge sind die Eier der Echinodermen (Hertwig VI. 30, Fol. VI. 19, VII. 14) und die Eier von Ascaris megalocephala (van Beneden VI 4a, 4b, Boveri VI. 6 etc.). Beide ergänzen sich gegenseitig, indem einzelne Phasen des Processes an dem einen Object leichter als an dem anderen haben festgestellt werden können.

a) Echinodermen-Eier.

Bei den meisten Echinodermen werden die sehr kleinen, durchsichtigen Eier in völlig reifem Zustand in das Meerwasser abgelegt, nachdem sie bereits die Polzellen gebildet (Seite 184) und einen kleinen Eikern erhalten haben. Sie sind nur von einer weichen, für die Samenfäden leicht durchgängigen Gallerthülle umgeben (Fig. 138 *A*).

Die Samenfäden sind ausserordentlich klein und bestehen, wie es bei den meisten Thieren der Fall ist, 1) aus einem einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf, 2) aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals und 3) aus einem feinen, contractilen Faden. Der Kopf enthält Nucleïn, das Mittelstück Paranucleïn und der Faden ist umgewandeltes Protoplasma, einer Geissel vergleichbar.

Werden im Meerwasser die beiderlei Geschlechtsproducte mit einander vermischt, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normaler Weise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat (Fig. 138 *A*—*C*). Wo er mit der Spitze seines Kopfes an

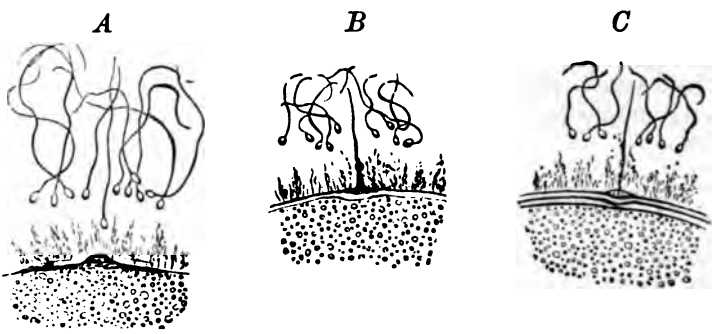


Fig. 138. ***A, B, C*** **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis** nach Fol.

Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung ausgebildet.

diese anstösst, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem Empfängnisshügel. Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein, welches in diesem Moment, angeregt von dem Reiz, eine feine Membran, die Dotterhaut, an seiner Oberfläche abscheidet (Fig. 138 *C*) und darauf wahrscheinlich durch Contraction seines Inhalts etwas Flüssigkeit aus dem Dotter auspresst. In Folge dessen bildet sich, vom Empfängnisshügel beginnend, ein allmählich grösser werdender Zwischenraum zwischen Dotter und Dotterhaut aus. Das Eindringen eines weiteren Samenfadens ist hierdurch unmöglich gemacht.

Der äusseren Copulation der beiden Zellen schliessen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als innerer Befruchtungsakt zusammengefasst werden können.

Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahr-

nehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 139 *A*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 139 *B*) zu einem kleinen Bläschen an, das man, da sein wesentlicher Bestandtheil das Nucleïn des Samenfadenkopfes ist, kurzweg als Samenkern bezeichnen kann, wie er sich denn auch in Carmin etc. sehr intensiv färben lässt. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 139 *A* u. *B*) ist von Fol neuerdings noch ein viel kleineres Kügelchen nachgewiesen worden, um welches sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 140 *A*) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf grössere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Wahrscheinlich leitet es sich von dem Mittelstück des Samenfadens ab, es hat von Fol den Namen des Spermacentrums (männliches Centralkörperchen) erhalten. Ein entsprechendes Kügelchen ist auch dicht am Eikern, an seiner vom Samenkern abgewandten Seite, zu entdecken, das Ovocentrum von Fol (weibliches Centralkörperchen).

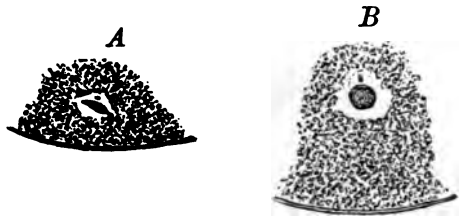


Fig. 139. *A* u. *B* **Je ein Stück eines Durchschnittes durch ein befruchtetes Ei von Asteracanthion. Dem Samenkern wandert ein Centralkörperchen (Spermacentrum) voraus.** Nach Fol.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 140 *A* u. *B*). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Centralkörperchen stets voran schreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*) mit seinem Ovocentrum. Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach Aussen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von Fol).

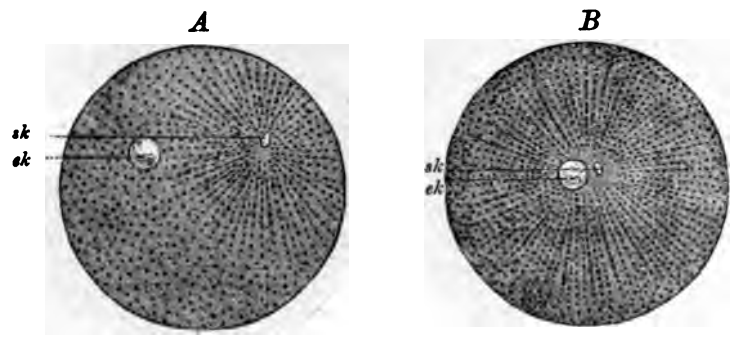


Fig. 140. *A* **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** O. Hertwig, Entwgesch. Fig. 18. Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern *(sk)* umgewandelt und ist dem Eikern *(ek)* entgegengerückt.

B **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** O. Hertwig, Entwgesch. Fig. 19. Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern (Fig. 141 *I—IV*); erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab (Fig. 141 *II*) und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, körnige, in Farbstoffen sich lebhaft imbibirende Nucleïnmasse zu erkennen.

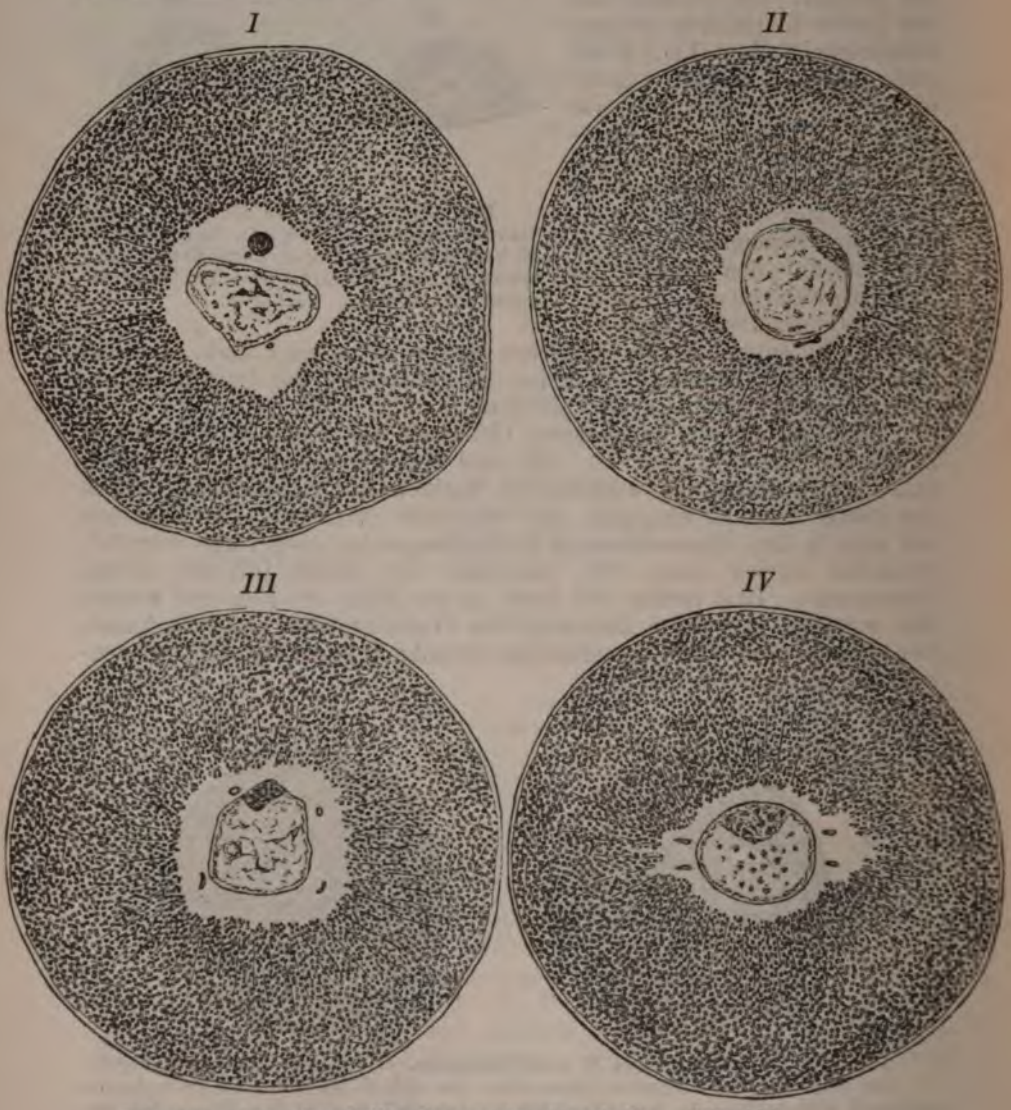


Fig. 141. Die „Quadrille des centres“ nach Fol. (VII. 14.)

Der Vereinigung von Ei- und Samenkern folgt die Verschmelzung der Centralkörperchen (Fig. 141 *I*) bald auf dem Fusse nach.

Dieselben liegen, in den homogenen Protoplasmahof eingeschlossen, an entgegengesetzten Punkten des Keimkerns (Fig. 141 *II*); sie strecken sich alsbald in tangentialer Richtung zur Oberfläche desselben, nehmen die Form einer Hantel an und theilen sich schliesslich in zwei Hälften, die nach entgegengesetzten Richtungen auseinander weichen (Fig. 141 *III*) und dabei einen Viertheil des Umkreises des Keimkerns zurücklegen. Bei dieser kreisenden Bewegung (Quadrille von Fol VII. 14) nähern sich die beiden auseinander weichenden Theilhälften des männlichen Centralkörperchens den entsprechenden Theilhälften des weiblichen Centralkörperchens und treffen in einer Ebene des Kerns zusammen, welche unter rechtem Winkel die Ebene schneidet, durch welche ihre Ausgangsstellung bezeichnet wurde (Fig. 141 *IV*). Hier verschmelzen sie untereinander zu den Polkörperchen der ersten Theilungsfigur. Hiermit kann der Befruchtungsvorgang als abgeschlossen betrachtet werden, da alle weiteren Veränderungen mit der Kerntheilung unmittelbar zusammenhängen.

b) Ascaris megalocephala.

Einen weiteren Einblick in den Befruchtungsvorgang liefert uns das Ei von Ascaris megalocephala. Hier dringt schon vor der Bildung der Polzellen der Samenkörper in das Ei ein (vergl. Fig. 127 und Text S. 191) und kommt schliesslich in die Mitte zu liegen (Fig. 142 *I*), während das Keimbläschen sich in die Polspindel in der früher beschriebenen Weise umwandelt, an die Oberfläche des Dotters emporsteigt und mehreren Polzellen den Ursprung giebt. Aus der Kernsubstanz des eingedrungenen Samenkörpers, sowie aus der Hälfte der zweiten Polspindel (Fig. 142 *I*) entwickelt sich je ein bläschenförmiger Kern. Ei- und Samenkern (Fig. 142 *II*) wandern alsdann aufeinander zu, wobei in

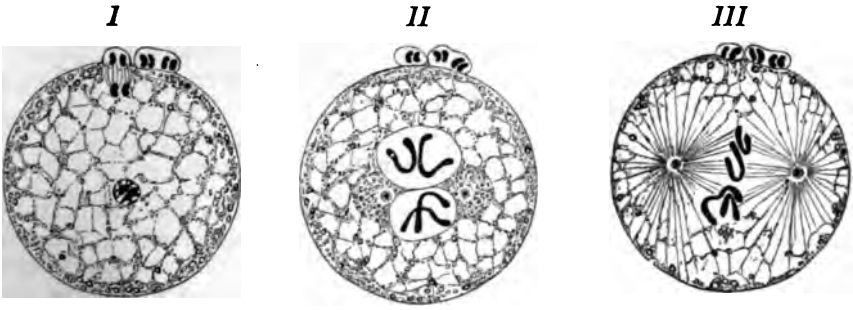


Fig. 142. (*I—III*). **Drei Schemata, um den Verlauf des Befruchtungsprocesses bei Ascaris megalocephala bivalens zu veranschaulichen.**

diesem Fall, umgekehrt wie bei den Echinodermen, der central gelegene Kern der männliche, der von der Oberfläche ihm entgegendringende der weibliche ist; beide sind annähernd von gleicher Grösse, beide legen sich dicht zusammen, bleiben aber eine Zeit lang getrennt, indem sie in ein kurzes Ruhestadium eintreten. Auch wenn sie sich später zur ersten Theilspindel vorbereiten, erfolgt noch keine Verschmelzung. In Folge dessen und wegen des weiteren Umstandes, dass bei Ascaris megalocephala sich während der Kerntheilung nur wenige, beträchtlich grosse und daher leicht zu zählende Kernsegmente anlegen, war van Beneden

(VI. 4a, 4b) in der Lage, unsern Einblick in den Befruchtungsvorgang durch folgende fundamentale Entdeckung zu vervollständigen:

Bei der Vorbereitung zur ersten Theilspindel wandelt sich das Nucleïn im Ei- und Samenkern, während sie noch voneinander getrennt sind, in einen feinen Faden um, der sich in mehreren Windungen im Kernraum ausbreitet. Jeder Faden wird darauf in zwei gleich grosse gewundene Schleifen, in die Kernsegmente, abgetheilt (Fig. 142 *II*). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Polkörperchen auf, deren Herkunft zu beobachten an diesem Object noch nicht geglückt ist. Jetzt verlieren die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Abgrenzung gegen den umgebenden Dotter.

Zwischen beiden Polkörperchen (Fig. 142 *III*), die von einem anfangs schwachen, später deutlicher werdenden Strahlensystem umgeben werden, bilden sich Spindelfasern aus und ordnen sich die durch die Auflösung der zwei Kernblasen frei gewordenen 4 Kernsegmente so an, dass sie der Mitte der Spindel von Aussen aufliegen.

Beim Ei vom Pferdespulwurm erfolgt also die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne, welche die Befruchtung abschliesst, erst bei der Umbildung zur ersten Theilspindel, zu welcher sie gleich viel beitragen. Der von van Beneden festgestellte, wichtige Fundamentalsatz heisst daher: Die Kernsegmente der ersten Theilspindel stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab, sie können als männliche und weibliche unterschieden werden. Da nun auch hier wie sonst bei der Kerntheilung die vier Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Polkörperchen zu auseinander weichen, bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstössliche Beweis geführt, dass jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprocess entsteht, genau die gleiche Menge Nucleïn vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

2) Die Befruchtung der Phanerogamen.

Mit den Ergebnissen auf thierischem Gebiet harmoniren in vollkommenster Weise die Entdeckungen des Befruchtungsprocesses bei den Phanerogamen, welche wir in erster Reihe den Arbeiten von Strasburger (VII. 38) und Guignard (VII. 15) verdanken. Die für das Studium geeigneten Objecte bieten uns hier die Liliaceen, hauptsächlich Lilium Martagon und Fritillaria imperialis. Dem Samenfaden entspricht bei den Phanerogamen das Pollenkorn, dem thierischen Ei die im Fruchtknoten des Stempels eingeschlossene, den wichtigsten Theil des Embryosackes bildende, pflanzliche Eizelle.

Wenn das Pollenkorn auf die Narbe des Griffels gelangt ist, beginnt sein Inhalt aus einer erweichten Stelle der Membran hervorzutreten und zu einem langen Schlauch (Fig. 143) auszuwachsen, der sich im Griffel nach abwärts einen Weg bahnt, bis er einen Embryosack erreicht hat. Hier dringt er noch zwischen den beiden Synergiden hindurch zur Eizelle selbst heran. Pollenkorn und Pollenschlauch enthalten zwei Kerne, einen vegetativen, der bei der Befruchtung keine weitere Rolle spielt,

und den Samenkern. Letzterer kommt in die Spitze des Pollenschlauchs zu liegen, wenn dieser zur Eizelle vorgedrungen ist; von hier tritt er durch die ganz erweichte Cellulosehaut hindurch in das Protoplasma des Eies ein, wobei ihm immer zwei zu einem Paar verbundene Centralkörperchen dicht vorangehen, deren Entdeckung dem französischen Forscher Guignard geglückt ist (Fig. 143). Bei seiner Wanderung trifft er bald den etwas umfangreicheren Eikern, an dessen Oberfläche ebenfalls ein Paar Centralkörperchen wahrzunehmen sind.

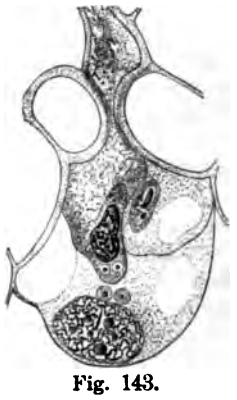


Fig. 143.

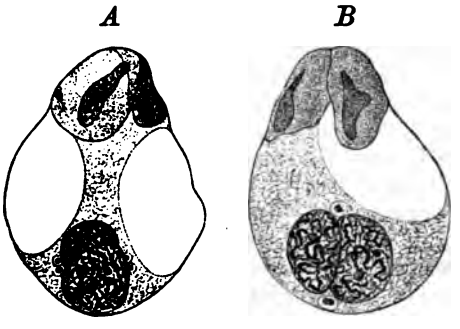


Fig. 144.

Fig. 143. Durchschnitt durch den Embryosack von Lilium Martagon. Nach GUIGNARD XV, Fig. 75.

Am Ende des Pollenschlauches, dessen erweichte Wand seinen Inhalt austreten lässt, sieht man den Samenkern mit seinen beiden Centralkörperchen. Der Eikern ist ebenfalls mit seinen beiden Centralkörperchen versehen. Rechts am Ende des Pollenschlauchs bemerkt man eine Synergide, welche sich zu zersetzen beginnt.

Fig. 144. Ei von Lilium Martagon. Nach GUIGNARD XVI, Fig. 80 u. 81.

A Kurze Zeit nach der Vereinigung von Ei- und Samenkern.

B Späteres Stadium. Die Verschmelzung der Centralkörperchen ist fast vollendet.

Die beiden Kerne (Fig. 144) copuliren darauf, ebenso die vier Centralkörperchen, und zwar die letzteren der Art, dass aus ihnen zwei neue Paare entstehen, von denen ein jedes aus je einem Element männlichen und weiblichen Ursprungs zusammengesetzt ist. Die neuen Paare liegen an entgegengesetzten Seiten des Keimkerns und werden alsbald zu den beiden Polkörperchen der ersten Kernspindel (Fig. 145).

Wie bei den thierischen Geschlechtszellen wird auch bei der Bildung des Pollens und der Eizelle der Phanerogamen das Nucleïn und die Anzahl der aus ihm hervorgehenden Kernsegmente auf die Hälfte eines Normalkerns herabgesetzt. Während bei Lilium Martagon die gewöhnlichen Kerne bei ihrer Theilung 24 Kernsegmente entwickeln, die sich in zweimal 24 Tochtersegmente der Länge nach spalten, ist beim Ei- und Samenkern eine Reduction auf 12 Segmente herbeigeführt worden. Erst aus ihrer Vereinigung entsteht wieder ein Voll-

Fig. 145. Ei des Embryosacks von Lilium Martagon mit seinem Kern in Theilung. Die Kernplatte besteht aus 24 Kernsegmenten. Nach GUIGNARD XVI, Fig. 83.

kern, die erste Theilspindel mit 24 Muttersegmenten, von denen 12 väterlicher, 12 mütterlicher Abstammung sind.

In Bezug auf die Centralkörperchen besteht bei Echinodermen und Phanerogamen ein wohl nebensächlicher Unterschied. Bei ersteren ist am Anfang das Centralkörperchen vom Ei- und vom Samenkern einfach und wird erst später durch Theilung verdoppelt, bei letzteren dagegen tritt es schon sehr frühzeitig im Pollenschlauch und in der Eizelle verdoppelt auf.

Wenn wir jetzt die auf den letzten Seiten (206—212) erhaltenen Resultate vergleichen, so lassen sich für den Befruchtungsprocess bei Thieren und phanerogamen Pflanzen folgende Fundamentalsätze aufstellen:

Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige und Wesentliche die Vereinigung zweier Zellkerne, die von zwei verschiedenen Geschlechtszellen abstammen, eines Ei- und eines Samenkerns.

Beim Befruchtungsakt verschmelzen:

1) äquivalente Mengen männlicher und weiblicher färbbarer Kernsubstanz (Nucleïn),

2) die zwei Theilhälften eines männlichen Centralkörperchens mit den entsprechenden Theilhälften eines weiblichen Centralkörperchens, aus welcher Verschmelzung die zwei Polkörperchen der ersten Kerntheilungsfigur hervorgehen.

Sowohl die männliche, wie die weibliche färbbare Kernsubstanz sind ihrer Masse und der Zahl der Kernsegmente nach, aus denen sie entstanden sind, auf die Hälfte eines Normalkerns reducirt. Erst durch ihre Verschmelzung wird daher die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Segmente eines Normalkerns wieder hergestellt.

3) Die Befruchtung der Infusorien.

Ein ausserordentlich wichtiges Object für die allgemeine Befruchtungslehre sind die Infusorien, bei denen die geschlechtlichen Vorgänge zuerst durch die bahnbrechenden Untersuchungen von Balbiani und Bütschli (VII. 6) entdeckt und neuerdings durch die klassischen Arbeiten von Maupas (VII. 30) und Richard Hertwig (VII. 21) nach allen Richtungen hin noch weiter klargelegt worden sind.

Bekanntlich zeichnen sich die Infusorien vor anderen niederen Organismen durch die sehr interessante Eigenthümlichkeit aus, dass ihr Kernapparat sich in zwei physiologisch ungleichartige Kerne gesondert hat, in einen Hauptkern (Makronucleus) (Fig. 146 *k*) und in einen oder mehrere Neben- oder Geschlechtskerne (*nk*) (Mikronucleï). Bei guter Ernährung vermehren sich die Infusorien, die man zur Beobachtung in einem kleinen Wassertropfen züchten kann, durch gewöhnliche Quertheilung (Fig. 147), wobei Haupt- und Nebenkerne sich gleichzeitig in die Länge strecken und theilen.

Die ungeschlechtliche Vermehrung ist unter günstigen Bedingungen

eine so lebhafte, dass ein einziges Individuum sich in der Zeit von sechs Tagen etwa 13 mal theilt und auf diese Weise ungefähr 7000—8000 Nachkommen den Ursprung giebt.

Es scheint nun namentlich aus Culturversuchen von Maupas und von Richard Hertwig hervorzugehen, dass eine Infusorienart sich nicht über längere Zeit hinaus allein durch Ernährung und Vermehrung durch Theilung erhalten kann. Die Individuen erleiden Veränderungen am Kernapparat, können den letzteren vollständig verlieren, theilen sich nicht mehr und gehen durch Altersveränderung oder, wie sich Maupas ausdrückt, durch senile Degeneration zu Grunde. Zur Erhaltung der Art scheint es durchaus nothwendig zu sein, dass nach bestimmten Zeitabschnitten sich zwei Individuen zu einem Geschlechtsakt verbinden. Ein solcher pflegt gewöhnlich bei Individuen, die einer Cultur angehören, ziemlich gleichzeitig stattzufinden, so dass man von zeitweise auftretenden Conjugationsepidemieen redet.

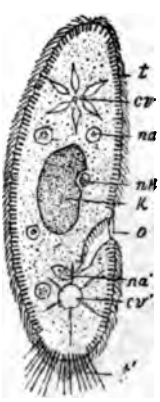


Fig. 146.

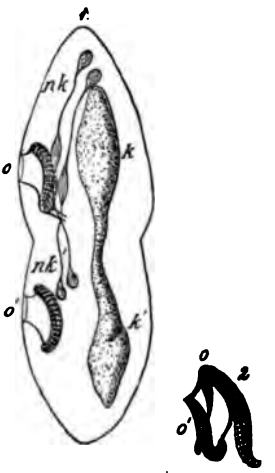


Fig. 147.

Fig. 146. Paramaecium caudatum (halbschematisch). R. Hertwig, Zoologie Fig. 139.

k Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom), *na'* Nahrungsvacuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvacuole, *cv* contractile Vacuole im contrahirten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgeschleudert.

Fig. 147. Paramaecium aurelia in Theilung, daneben in Fig. 2 die Art, wie auf einem früheren Stadium das Cytostom des hinteren Thieres durch Abschnürung vom vorderen entsteht. R. Hertwig, Zool. Fig. 140.

k Hauptkern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung des vorderen Theilstücks, *nk' k' o'* des hinteren Theilstücks.

Während einer Epidemie, die mehrere Tage währt, findet der Beobachter in einem Culturgefäss statt vereinzelter Infusorien fast nur Paarlinge vor. Von Leucophrys patula giebt Maupas an, dass die Conjugation etwa nach der 300sten Generation einzutreten pflegt, während sie bei Onychodromus schon nach der 140sten und bei Stylonichia nach der 120sten Generation stattfindet. Das Eintreten einer Conjugationsepidemie wird in einer Cultur befördert durch Abnahme der Nahrung, durch reichliche Ernährung dagegen hinausgeschoben, eventuell

ganz verhindert, wobei dann die Individuen in Folge seniler Degeneration zu Grunde gehen.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen den Befruchtungsprocess selbst näher in das Auge fassen, so nehmen wir bei den Infusorienpaarlingen

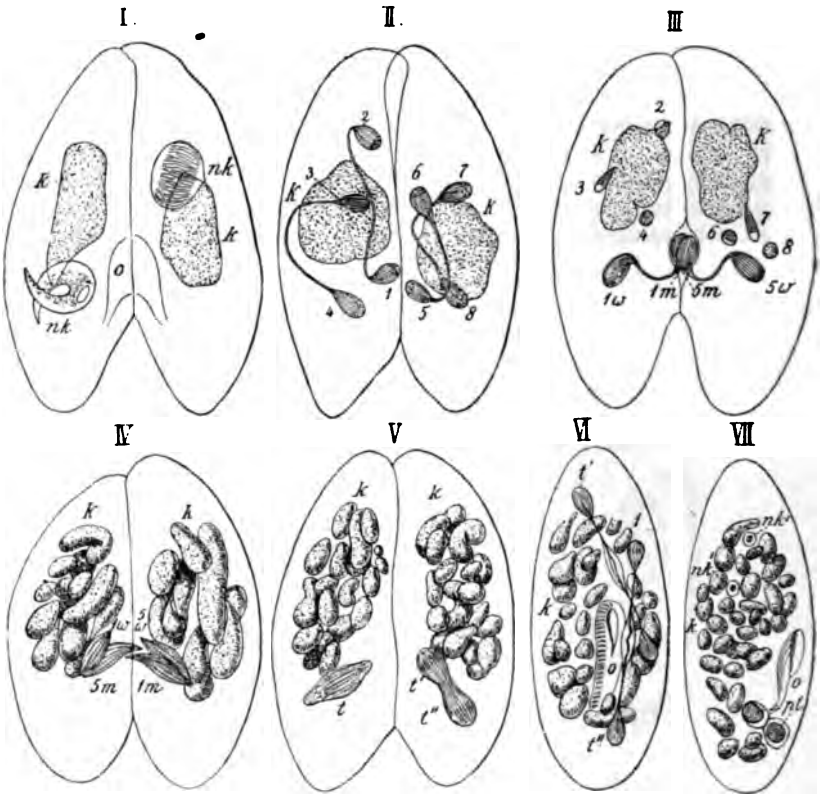


Fig. 148. Conjugation von Paramaecium. R. Hertwig, Zoologie Fig. 141. *nk* Nebenkern, *k* Hauptkern der conjugirenden Thiere.

I Der Nebenkern wandelt sich zur Spindel um, im linken Thier Sichelstadium, rechts Spindelstadium.

II Zweite Theilung des Nebenkerns in die Hauptspindel (links mit *1*, rechts mit *5* bezeichnet) und die Nebenspindeln (links *2*, *3*, *4*, rechts *6*, *7*, *8*).

III Die Nebenspindeln in Rückbildung (links *2*, *3*, *4*, rechts *6*, *7*, *8*), die Hauptspindeln theilen sich in männliche und weibliche Spindeln, links *1* in *1m* und *1ω*, rechts *5* in *5m* und *5ω*.

IV Austausch der männlichen Spindeln nahezu vollendet (Befruchtung); dieselben stecken noch mit einem Ende in ihrem Mutterthier, mit dem andern Ende haben sie sich mit der weiblichen Spindel des zweiten Paarlings vereint. *1m* mit *5ω* und *5m* mit *1ω*. Hauptkern in Theilstücke ausgewachsen.

V Die aus Vereinigung von männlichen und weiblichen Kernen entstandene primäre Theilspindel theilt sich in die secundären Theilspindeln *t'* und *t''*.

VI und *VII* Nach Aufhebung der Conjugation. Die secundären Theilspindeln theilen sich in die Anlagen der neuen Nebenkerne (*nk'*) und die Anlagen des neuen Hauptkerns *pt* (Placenten). Der zerstückelte alte Hauptkern fängt an zu zerfallen. (Da Paramaecium caudatum für die Anfangsstadien, P. aurelia für die Endstadien leichter verständliche Verhältnisse bietet, wurde für *I—III* P. caudatum, für *IV—VII* P. aurelia gewählt. Der Unterschied beider Arten beruht darauf, dass P. caudatum 1 Nebenkern, P. aurelia deren 2 hat, dass bei letzterem der Kernzerfall schon auf Stadium *I* beginnt.)

folgende eigenartige und interessante Veränderungen wahr, die sich über einen Zeitraum von mehreren Tagen ausdehnen. Zur Grundlage der Darstellung diene Paramaecium caudatum, welches insofern, als es nur einen Hauptkern und einen einzigen Nebenkern besitzt, einfachere Verhältnisse als die meisten anderen Arten darbietet (Fig. 148).

Wenn die Neigung zur Copulation eintritt, legen sich „zwei Paramäcien, zuerst mit ihren Vorderenden, später mit ihrer ganzen ventralen Seite aneinander, so dass Mundöffnung gegen Mundöffnung steht" (Fig. 148 *Io*). In der Nachbarschaft der letzteren bildet sich, wenn die Copulation schon eine Zeit lang gedauert hat, eine feste Verwachsung in einem kleinen Bezirk aus. Mittlerweile hat schon der Kernapparat, der Hauptkern sowohl, als auch der Nebenkern, tiefgreifende Veränderungen erfahren.

Der Hauptkern vergrössert sich etwas, erhält zuerst eine unregelmässige, mit Höckern und Einbuchtungen versehene Oberfläche (Fig. 148 *II—IV k*), die Höcker wachsen zu längeren Fortsätzen aus, die sich später abschnüren und allmählich noch weiter in kleine Stücke zerlegt werden (*V, VI k*). Der ganze Hauptkern zerfällt auf diese Weise in viele kleine Fragmente, die sich überall im Infusorienkörper vertheilen (*VII*) und deren Schicksal, wenn wir den Vorgängen gleich weit vorauseilen, schliesslich darin besteht, dass sie aufgelöst und wie Nahrungspartikel resorbirt werden. Mit einem Worte: der Hauptkern geht während und nach der Conjugation als ein Organtheil, der seine Aufgabe ausgespielt hat, vollständig zu Grunde.

Während der regressiven Metamorphose des Hauptkerns macht der kleine Nebenkern hochbedeutsame und stets in gleicher Weise wiederkehrende Veränderungen durch, die sich den Reife- und Befruchtungserscheinungen thierischer Eier vergleichen lassen. Er vergrössert sich durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Protoplasma, sein Inhalt nimmt eine faserige Beschaffenheit an nnd wandelt sich in eine kleine Spindel um (Fig. 148 *I nk*). Die Spindel theilt sich, ihre Hälften gehen bald wieder in zwei Spindeln über, die sich einschnüren und theilen, so dass schliesslich neben dem in Umwandlung begriffenen Hauptkern vier aus dem Nebenkern ableitbare Spindeln vorhanden sind (Fig. 148 *II, 1–4, 5—8*).

Von den vier Spindeln gehen im Laufe der weiteren Ereignisse drei, die Nebenspindeln regelmässig zu Grunde (*III, 2, 3, 4, 6, 7, 8*). Sie wandeln sich in kleine Kügelchen um, die schliesslich zwischen den Fragmenten des Hauptkerns, deren Schicksal sie theilen, nicht mehr herauszuerkennen sind. Sie erinnern an die Bildung der Polzellen bei der Reife der thierischen Eier und sind mit ihnen daher auch von manchen Forschern verglichen worden.

Die vierte oder Hauptspindel allein (*II, 1* u. *5*) bleibt erhalten, sie vermittelt den Befruchtungsprocess und dient dann zur Neuerzeugung des ganzen Kernapparates im Infusorienkörper. Welche von den vier aus dem ursprünglichen Nebenkern abstammenden Spindeln zur Hauptspindel wird, hängt nach Maupas einzig und allein von ihrer zufälligen Lage ab. In ihrem Bau gleichen sich alle vier vollkommen. Nur diejenige wird zur Hauptspindel, welche sich, wenn die oben erwähnte Verwachsungsbrücke entstanden ist, in der grössten Nähe derselben befindet (*II, 1* u. *5*). Sie stellt sich hier senkrecht zur Körperfläche ein, streckt sich in die Länge und theilt sich noch einmal in zwei Hälften (*III, 1w* u. *1m*, *5w* u. *5m*).

Von den beiden Theilhälften enthält eine jede wahrscheinlich nur etwa halb so viel Spindelfasern und halb so viel chromatische Elemente, wie eine der früheren Spindeln. Nach diesen Beobachtungen von Richard Hertwig hat somit bei der Theilung der Hauptspindel eine Reduction der Spindelfasern auf die Hälfte stattgefunden, es ist dadurch ein gleiches Verhältniss wie bei den Kernen der thierischen und pflanzlichen Geschlechtszellen geschaffen worden. Die so gekennzeichneten Kerne spielen denn auch dieselbe Rolle wie Ei- und Samenkern, und werden daher als männlicher und weiblicher Kern oder als Wanderkern und stationärer Kern voneinander unterschieden.

Welcher von den beiden Kernen Wanderkern oder stationärer Kern ist, lässt sich an der Structur und stofflichen Zusammensetzung wieder nicht erkennen, sondern hängt einzig und allein von der Lage und der dadurch bedingten Verwendung beim Befruchtungsprocess ab. So werden denn die der Verwachsungsstelle zunächst gelegenen Theilhälften (*III, 1 m* u. *5 m*) zu den Wanderkernen; sie werden zwischen beiden copulirten Thieren „ausgetauscht, indem sie sich auf der zu diesem Zweck gebildeten Protoplasmabrücke aneinander vorbeischieben. Während des Austausches besitzen die männlichen Wanderkerne Spindelstructur (*IV, 5m, 1m*). Nach dem Austausch verschmilzt ein jeder mit dem ebenfalls spindeligen, stationären oder weiblichen Kern (*IV, 1 w 5w.*), so dass nun jedes Thier, abgesehen von den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, welche dem allmählichen Untergang verfallen sind, nur eine Spindel, die Theilspindel besitzt (*V t*).

Die Uebereinstimmung mit den Befruchtungsvorgängen der Thiere und Phanerogamen ist eine frappante. Wie bei diesen durch Vereinigung von Ei- und Samenkern der Keimkern gebildet wird, so hier durch Vereinigung von stationärem und von wanderndem Kern die Theilspindel. Dieselbe dient zum Ersatz des alten, in Auflösung begriffenen Kernapparats. Sie nimmt an Grösse beträchtlich zu (Fig. 148 *V t*). Die chromatischen Elemente ordnen sich in ihrer Mitte zu einer Platte an, theilen sich und weichen nach entgegengesetzten Enden fast bis an die Pole der Spindel zur Bildung der Tochterplatten auseinander (*V* rechts *t' t''*). Die beiden Theilhälften bleiben noch längere Zeit durch einen Verbindungsfaden in Zusammenhang. Sie wandeln sich dann meist auf Umwegen in Haupt- und Nebenkern um; bei Paramaecium aurelia (Fig. 148 *VI*) z. B. wiederholen die aus der primären Theilspindel hervorgegangenen Tochterspindeln (*t'* u. *t''*) noch einmal den Theilungsact und liefern so vier Kerne (*VI*), von denen zwei zu Nebenkernen (*nk', nk'*) werden, während die zwei andern zum Hauptkern verschmelzen (*pt*). So führt bei den Infusorien „die Befruchtung zu einer vollkommenen Neugestaltung des Kernapparats und damit auch zu einer Neuorganisation des Infusors" (Richard Hertwig).

Kürzere oder längere Zeit nach dem Austausch der Wanderkerne trennen sich die Paarlinge voneinander (Fig. 148 *VI* und *VII*). Bei den getrennten Individuen nimmt die Resorption der unbrauchbaren Kerntheile und ihr definitiver Ersatz durch Neugestaltung noch einen längeren Zeitraum für sich in Anspruch. Die so „verjüngten Individuen" haben darauf wieder die Fähigkeit erlangt, sich durch Theilungen in

kurzer Zeit ausserordentlich zu vermehren, bis wieder die Nothwendigkeit für eine neue „Conjugationsepidemie" eintritt.

Die Befruchtungsperiode bedeutet im Leben der Infusorien zugleich einen länger dauernden Stillstand in ihrer Vermehrung, wie Maupas an einem Beispiel treffend gezeigt hat. Bei Onychodromus grandis dauert dieselbe vom Beginn der Conjugation bis zur ersten Theilung $6^1/_2$ Tag bei einer Temperatur von 17 bis 18 Grad. Während dieser Zeit hätte dasselbe Individuum, wenn nicht conjugirt, sich bei guter Ernährung 13mal theilen und folglich 7000 bis 8000 Nachkommen hervorbringen können.

Bei den meisten Infusorien, wie in den hier beschriebenen Fällen, verhalten sich die copulirenden Individuen einander gleichwerthig, jedes ist in Bezug auf das andere sowohl männlich als weiblich, sowohl befruchtend als empfangend. Festsitzende Formen der Infusorien, wie die Vorticellen etc., zeigen indessen eine interessante Abweichung vom ursprünglichen Verhalten.

Als Beispiel diene Epistylis umbellaria (Fig. 149). Beim Herannahen einer Conjugationsperiode theilen sich manche Individuen der Vorticellencolonie mehrmals rasch hintereinander und liefern so eine Nachkommenschaft (*r*), die an Grösse hinter dem Mutterorganismus weit zurückbleibt. Andere Individuen des Stöckchens bleiben ungetheilt und von normaler Grösse. Man unterscheidet beide voneinander, die ersteren als Mikrogameten, die letzteren als Makrogameten. Beide sind jetzt in einen geschlechtlichen Gegensatz zu einander getreten.

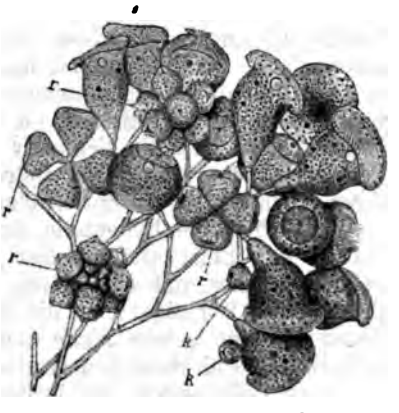


Fig. 149. Epistylis umbellaria nach Graeff. Aus R. Hertwig Fig. 142. Theil einer in „knospenförmiger Conjugation" begriffenen Colonie. *r* Die durch Theilung entstandenen Mikrosporen. *k* Mikrogameten in Conjugation mit den Makrogameten.

Die Mikrogameten lösen sich von ihren Stielen ab, schwimmen im Wasser umher und setzen sich nach einiger Zeit an eine Makrogamete an, um mit ihr zu copuliren (Fig. 149 *k*). An dem Kernapparat der Paarlinge gehen hierauf ähnliche Veränderungen vor sich, wie sie für Paramaecium ausführlicher geschildert wurden. Auch hier werden die Wanderkerne ausgetauscht. Dann aber entwickelt sich nur die Makrogamete weiter, indem Wanderkern und stationärer Kern zur primären Theilspindel verschmelzen, während sie in der Mikrogamete gleichsam wie gelähmt sind und anstatt zu verschmelzen und sich weiter zu entwickeln, gleich den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, rückgebildet und aufgelöst werden.

In Folge dessen verliert die Mikrogamete ihre selbständige Individualität und wird allmählich in die Makrogamete mit aufgenommen, zu deren Vergrösserung sie beiträgt.

So hat sich in Folge der festsitzenden Lebensweise bei den Vorticellen ein eigenthümlicher Geschlechtsdimorphismus ausgebildet; derselbe hat den Untergang des kleineren der copulirenden Individuen

zur Folge, nachdem es gewissermaassen als männliches Element die Makrogamete befruchtet hat. Doch trifft der Vergleich mit Ei- und Samenfaden nur theilweise zu, da ja auch bei den Vorticellen wie bei den Paramäcien die Befruchtung mit einem wechselseitigen Austausch von Kernmaterial beginnt und nur im weiteren Verlauf einseitig zu einem wirksamen Resultat führt.

4) Die verschiedene Form der Geschlechtszellen, die Aequivalenz der beim Zeugungsakt betheiligten Stoffe und die Begriffe „männliche und weibliche Geschlechtszellen".

Nachdem an verschiedenen Beispielen nachgewiesen ist, dass im Verlauf des Befruchtungsprocesses und namentlich im Verhalten der Kerne eine principielle Uebereinstimmung zwischen Thieren, Pflanzen und Protozoen besteht, soll jetzt auch ein Unterschied, welcher zwischen den beiden zum Befruchtungsakt sich vereinigenden Zellen bei den meisten Organismen wahrgenommen wird, schärfer in das Auge gefasst und seine Bedeutung genauer festgestellt werden. — Der Unterschied betrifft die ungleiche Grösse und Form der weiblichen und männlichen Keimzellen. Weiblich nennt man diejenige Zelle, welche grösser, unbeweglich und daher die empfangende ist; im Gegensatz zu ihr ist die männliche Zelle viel kleiner, oft verschwindend klein; entweder ist sie beweglich, so dass sie sich activ der Eizelle durch amöboide oder Geisselbewegung nähert und die Befruchtung ausübt, oder sie wird wegen ihrer Kleinheit passiv durch Wasser oder Luft zur Eizelle hingeführt.

Was für eine Bedeutung hat dieser Unterschied? Hängt er mit dem Wesen der Befruchtung selbst zusammen oder ist er durch Momente nebensächlicher und sekundärer Art hervorgerufen worden? Es ist von principieller Wichtigkeit für die Entscheidung dieser Frage, dass wir genau feststellen, auf welche Stoffe und Formtheile sich die Verschiedenheit der beiderlei Geschlechtszellen erstreckt.

Jede Zelle besteht aus Protoplasma und Kernsubstanzen. Von diesen ist das Protoplasma, wie der Augenschein sofort lehrt, zuweilen in ausserordentlich ungleicher Menge in den beiderlei Geschlechtszellen vorhanden; die Samenfäden besitzen oft noch weniger als den 100,000sten Theil vom Protoplasma des Eies. So beträgt nach einer Schätzung von Thüret das Ei von Fucus an Masse soviel, wie 30—60,000 Samenfäden derselben Art. Zwischen thierischen Geschlechtsproducten aber sind die Unterschiede gewöhnlich noch unendlich viel grössere, besonders in den Fällen, wo die Eizellen mit Reservestoffen, wie Fettkügelchen, Dotterplättchen etc. reichlich beladen sind. Bei typisch ausgebildeten Samenfäden kann die Anwesenheit von Protoplasma überhaupt in Zweifel gezogen werden; denn der an das Mittelstück sich ansetzende Schwanzanhang ist contractile Substanz, ist wie die Muskelfibrille ein Differenzirungsproduct des Protoplasma der Samenzelle. Unreifen Samenfäden sitzt das Protoplasma noch in Form grösserer und kleinerer Tropfen an, die bei der vollständigen Reife aufgebraucht, eventuell auch abgestreift werden.

Das Gegenstück zum Protoplasma bilden in ihrem Verhalten die Kernsubstanzen. Mögen Ei und Samenfaden an Grösse auch noch so sehr voneinander abweichen, so enthalten sie doch stets äquivalente Mengen von wirksamer Kernsubstanz. Wenn die Richtigkeit obiger Behauptung auch nicht direct aus einer einfachen Vergleichung der beiden Geschlechtszellen hervorgeht,

so lässt sie sich doch aus dem Verlauf des Befruchtungsprocesses und aus der Bildungsgeschichte der reifen Ei- und Samenzelle erweisen. Denn Ei- und Samenkern enthalten die gleiche Masse von Nucleïn und sind beim Reifeprocess aus einer gleich grossen Zahl von Kernsegmenten gebildet worden. Der Samenkern von Ascaris megalocephala bivalens zum Beispiel entsteht wie der Eikern aus zwei Kernsegmenten der Mutterzelle; jeder von ihnen trägt somit bei der Befruchtung zu gleichen Theilen zur Bildung des Keimkerns bei (Fig. 142 *II*). Ebenso liefern die beiden Kerne gleichwerthige Mengen von Polsubstanz, das männliche und das weibliche Centralkörperchen, welche beiden sich in der auf Seite 208 beschriebenen Weise beim Befruchtungsprocess betheiligen (Fig. 141).

Unserer Beweisführung könnte man entgegenhalten, dass die Kerntheile von Ei- und Samenzelle vor ihrer Vereinigung gewöhnlich ein ungleiches Aussehen und eine bald mehr, bald minder auffällige Verschiedenheit in ihrer Grösse darbieten. Das erklärt sich aber in einfacher Weise daraus, dass der wirksamen Kernsubstanz unwirksame, flüssige Substanz bald in grösserer, bald in geringerer Menge beigemischt sein kann. Der sehr kleine Kopf des Samenfadens besteht aus ziemlich compactem und daher stark färbbarem Nucleïn. In dem viel grösseren Eikern ist die äquivalente Menge von Nucleïn mit viel Kernsaft durchtränkt und in dem Saftraum in feinen Körnchen und Fäden vertheilt, so dass sich der Eikern als Ganzes nur sehr wenig färbt und wenig Consistenz besitzt.

Der Unterschied in Grösse und Consistenz zwischen Ei- und Samenkern gleicht sich beim Ablauf der inneren Befruchtungserscheinungen gewöhnlich bald aus, denn der anfangs kleine Samenkern schwillt durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Dotter rasch zu derselben Grösse wie der Eikern an, während er zu diesem hinwandert (Fig 142 *II*), wie die meisten Würmer, Mollusken, Wirbelthiere lehren. In selteneren Fällen freilich sind die beiden Kerne, wenn sie sich untereinander verbinden, verschieden gross, wie bei den Eiern der Seeigel (Fig. 141); dann hat der Samenkern eben eine geringere Menge von Saft als gewöhnlich in sich aufgenommen und besteht aus einer dichtern Substanz, so dass wir trotz der Grössenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandtheile annehmen dürfen.

An geeigneten Objecten lässt sich beweisen, dass die ungleiche Grösse von Ei- und Samenkern wesentlich mit bedingt wird durch den Zeitpunkt, in welchem die Eizelle befruchtet wird, ob vor, während oder nach der Bildung der Polzellen. Wenn zum Beispiel zum Ei von Asteracanthion Same während der Entwicklung der Polzellen zugesetzt wird, so muss der Samenkern bis zum Eintritt der Verschmelzung längere Zeit im Dotter verweilen und schwillt mittlerweile durch Aufnahme von Kernsaft zu derselben Grösse wie der Eikern an, welcher sich nach der Abschnürung der zweiten Polzelle bildet. Wenn dagegen die Befruchtung erst später erfolgt zu einer Zeit, wo die Eizelle schon mit Polzellen und Eikern versehen ist, so verweilt der Samenkern als selbständiger Körper nur wenige Minuten im Dotter und geht gleich nach seinem Eindringen schon die Verschmelzung mit dem Eikern ein. Er bleibt dann klein, da er sich in diesem Falle nicht in demselben Maasse wie sonst mit Kernsaft hat durchtränken können.

Wir können somit den wichtigen Satz als bewiesen ansehen, dass die beiden Geschlechtszellen trotz ihres oft ausserordentlich verschiedenen Aussehens und trotz ihres so ungleichen Gehaltes an Protoplasma doch

genau äquivalente Mengen von Kernsubstanz (Nucleïn in einer bestimmten Anzahl von Kernsegmenten, Paranucleïn im Ovocentrum und Spermacentrum) zum Befruchtungsprocess liefern und insofern einander genau gleichwerthig sind.

An diesen Satz schliesse ich gleich die These an: *die Kernsubstanzen, die in äquivalenten Mengen von zwei verschiedenen Individuen abstammen, sind überhaupt nur die wirksamen Stoffe, auf deren Vereinigung es beim Befruchtungsakt ankommt; es sind die eigentlichen Befruchtungsstoffe.* Alle anderen Substanzen (Protoplasma, Dotter, Kernsaft etc.) haben mit der Befruchtung als solcher nichts zu thun.

Die These lässt sich durch zwei wichtige Verhältnisse unterstützen.

Einmal lassen sich zu ihren Gunsten die complicirten Vorbereitungs- und Reifeprocesse verwerthen, welche die Geschlechtszellen durchmachen müssen. Wie aus der auf Seite 189—192 gegebenen Darstellung hervorgeht, soll durch sie wohl hauptsächlich nur das Eine erreicht werden, dass durch die Befruchtung keine Summirung der Kernsubstanzen eintritt, sondern das für die betreffende Thier- und Pflanzenart bestimmte Maass von Kernsubstanz eingehalten wird.

Zweitens sprechen für die These die Befruchtungsvorgänge bei den Infusorien. Hier sind es, wie Maupas und Richard Hertwig in übereinstimmender Weise hervorheben, gleichwerthige Individuen, welche sich nur vorübergehend aneinander legen, um Theilhälften gleichwerthiger Kerne miteinander auszutauschen. Mit dem Austausch der Wanderkerne ist die Befruchtung beendet. Dann trennen sich die Paarlinge wieder. Das Endergebniss der verwickelten Vorgänge besteht hier offenbar darin, dass, wenn Wanderkern und stationärer Kern verschmolzen sind, *der Kernapparat eines jeden befruchteten Individuums aus Kernsubstanz von doppelter Herkunft zusammengesetzt ist.*

Wenn bei der Befruchtung die Kerne die wirksame Substanz bergen, dann liegt die Frage nahe, ob die Kernsubstanz des Samenfadens etwas Anderes ist als die Kernsubstanz der Eizelle. Die Frage ist in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden; namentlich in früheren Jahrzehnten hat die Ansicht vorgeherrscht, dass durch den Samenfaden, wie Sachs sich ausdrückt, in die Eizelle doch eine Substanz hineingetragen werde, die in ihr noch nicht enthalten sei. Namentlich hat eine Ansicht Beifall gefunden, welche man als die *Lehre vom Hermaphroditismus der Kerne und als die Ersatztheorie* bezeichnen kann.

Viele Forscher lassen die Körperzellen hermaphrodite Kerne, d. h. Kerne besitzen, welche sowohl männliche als weibliche Eigenschaften haben. Unreife Ei- und Samenzellen — so lautet zum Beispiel die am klarsten ausgeführte Hypothese von van Beneden — sind hermaphrodit; sie gewinnen ihren Geschlechtscharakter erst dadurch, dass sich die Eier der männlichen und die Samenzellen der weiblichen Bestandtheile ihres hermaphrodit angelegten Kernapparats entledigen. Vom Ei werden die männlichen Bestandtheile seines Kerns in den Kernsegmenten der Polzellen entfernt. Bei den Samenzellen geschieht das Umgekehrte durch einen entsprechenden Process. Ei- und Samenkern sind dadurch Halbkerne (Pronuclei) mit einem entgegengesetzten Sexualcharakter geworden.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, besteht das Wesen der Befruchtung in einem Ersatz der aus dem Ei ausgestossenen, männlichen Elemente durch gleich viel neue männliche Elemente, welche durch den Samenfaden wieder eingeführt werden.

Die Lehre vom Hermaphroditismus des Kerns und die mit ihr zusammenhängende Ersatztheorie lässt sich bei genauerer Prüfung nicht aufrecht erhalten. Denn sie hat ihre empirische Grundlage, auf welcher sie aufgebaut war, durch den auf Seite 191 geführten Nachweis verloren, dass die Polzellen morphologisch nichts Anderes sind als rudimentär gewordene Eizellen. Es ergiebt sich dies aus einem Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Daher können die in den Polzellen aus dem Ei entfernten Kernsegmente auch nicht die ausgestossenen männlichen Bestandtheile des Keimbläschens sein, wie es durch die Ersatztheorie behauptet wurde.

Hiervon abgesehen, lässt sich mit den uns zu Gebote stehenden Untersuchungsmitteln auch nicht die geringste Verschiedenheit zwischen den Kernsubstanzen der männlichen und der weiblichen Zelle aufdecken. Nucleïn und Polsubstanz sind nicht nur ihrer Masse nach, sondern auch stofflich einander gleich. Es giebt keine specifisch weiblichen und keine specifisch männlichen Befruchtungsstoffe. Die beim Befruchtungsprocess zusammentreffenden Kernsubstanzen sind nur insofern verschieden, als sie von zwei verschiedenen Individuen abstammen.

Wenn demnach ein geschlechtlicher Gegensatz im Sinne der Ersatztheorie zwischen Eikern und Samenkern in Abrede gestellt werden muss, was für eine Bedeutung haben dann noch die Begriffe männlich und weiblich? Was verstehen wir unter dem Ausdruck männliche und weibliche Geschlechtszellen, männliche und weibliche Kerne?

Die Ausdrücke treffen nicht das eigentliche Wesen der Befruchtung und bezeichnen keinen im Wesen der Zeugung begründeten Gegensatz, sie beziehen sich vielmehr nur auf secundär entstandene Verschiedenheiten untergeordneter Art, welche sich zwischen den zur Befruchtung verbundenen Individuen, zwischen den Geschlechtszellen und ihren Kernen ausgebildet haben und als secundäre Sexualcharaktere zusammengefasst werden können. Denn sagen wir es gleich, was später noch genauer zu erweisen ist: Die Ausbildung zweier verschiedener Geschlechter ist nicht die Ursache der geschlechtlichen Zeugung, wie bei oberflächlicher Beurtheilung zunächst angenommen wird; das ursächliche Verhältniss ist ein umgekehrtes. Alle Geschlechtsdifferenzen, wenn wir sie bis zu ihren Wurzeln zurückverfolgen, sind entstanden, weil die Verbindung zweier Individuen einer Art, die ursprünglich gleichartig und daher geschlechtslos sind, für die Erhaltung des Lebensprocesses Vortheile darbietet; ohne Ausnahme dienen sie nur dem einen Zweck, überhaupt die Vereinigung zweier Zellen zu ermöglichen; nur deswegen haben sich die Gegensätze, welche man als weiblich und männlich bezeichnet, herausgebildet.

Die von Weismann, Strasburger, Maupas, Richard Hertwig und mir entwickelte Ansicht lässt sich in folgender Weise näher ausführen: Bei der Befruchtung kommen zwei Momente in Betracht, die miteinander concurriren und in einem Gegensatz zu einander stehen. Erstens ist es von Nutzen, wenn die Kernsubstanzen zweier Zellen gemischt werden; sie müssen daher in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens aber ist die Befruchtung auch der Ausgangspunkt für einen neuen Entwicklungsprocess und einen neuen Cyclus von Zelltheilungen; insofern ist es nicht minder von Nutzen, wenn gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist, welche nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung herbeigeschafft zu werden braucht.

Um dem ersten Zweck zu genügen, müssen die Zellen beweglich und daher activ sein; für den zweiten Zweck dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln, sie müssen daher an Grösse zunehmen, was naturgemäss eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit zur Folge hat.

So concurriren zwei Momente mit einander, von denen das eine die Zelle beweglich und activ, das andere dagegen unbeweglich und passiv zu machen sucht. Die Natur hat beide Zwecke erreicht, indem sie Eigenschaften, die ihrer Natur nach in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zu einander sind, nach dem Princip der Arbeitstheilung auf die beiden zum Befruchtungsakt verbundenen Zellen vertheilt hat. Sie hat die eine Zelle activ und befruchtend, das heisst männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, das heisst weiblich, gemacht. Die weibliche Zelle oder das Ei hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprocesse erforderlich sind. Sie hat daher während ihrer Entwicklung im Eierstock Dottermaterial aufgespeichert und ist dementsprechend gross und unbeweglich geworden. Der männlichen Zelle dagegen ist die zweite Aufgabe zugefallen, die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle herbeizuführen. Sie hat sich daher zum Zwecke der Fortbewegung in einen contractilen Samenfaden umgebildet und hat sich, je vollkommener sie ihrer Aufgabe angepasst ist, um so mehr aller Substanzen entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat sie zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgiebt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmässigste ist.

Von den so geschlechtlich differenzirten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich" auf die in ihnen enthaltenen Kerne übertragen, auch wenn dieselben an Masse und Qualität ihrer Substanz einander äquivalent sind. Nur dürfen wir unter der Bezeichnung männlicher und weiblicher Kern nichts Anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder weiblichen Zelle abstammt. Auch bei den Infusorien kann der Wanderkern als männlich, der stationäre Kern als weiblich im Sinne der früher gegebenen Definition bezeichnet werden, insofern der erstere den letzteren aufsucht.

Der Gegensatz, der sich zwischen den Geschlechtszellen durch Arbeitstheilung und Anpassung an entgegengesetzte Aufgaben entwickelt hat, wiederholt sich im ganzen Organismenreich in allen den Fällen, wo die Individuen, in welchen sich die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen entwickeln, durch Sexualcharaktere unterschieden sind. In allen das Geschlecht betreffenden Einrichtungen wird ein und dasselbe Thema variirt: einmal Vorkehrungen zu treffen, durch welche das Zusammentreffen der Geschlechtszellen ermöglicht wird, und zweitens für Einrichtungen zu sorgen, durch welche das Ei ernährt und geborgen wird. Das eine nennen wir männliche, das andere weibliche Organisation, männliche und weibliche Sexualcharaktere. Alle diese Verhältnisse sind secundärer Art und haben mit dem eigentlichen Wesen des Befruchtungsvorganges, der ein reines Zellenphänomen ist, nichts zu thun.

Die Befruchtung ist eine Vereinigung zweier Zellen und insbesondere eine Verschmelzung zweier äquivalen-

ter Kernsubstanzen, die von zwei Zellen abstammen, aber sie ist nicht ein Ausgleich sexueller Gegensätze, da diese nur auf Einrichtungen untergeordneter Art beruhen.

Die Richtigkeit obigen Satzes lässt sich noch besser, als es bisher geschehen ist, beweisen, wenn wir die Zeugungsprocesse im ganzen Organismenreich vergleichen und dabei festzustellen versuchen, wie sich allmählich Verschiedenheiten zwischen den zur Befruchtung verbundenen Zellen entwickelt haben. Das Reich der Einzelligen und der Pflanzen liefert uns zahllose, lehrreiche Beispiele von den Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und von der Entstehung der Geschlechtsdifferenzen im Thier- und Pflanzenreich.

5) Die Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und das erste Hervortreten von Geschlechtsdifferenzen.

Das Studium der niedersten Organismen, der Noctilucen, Diatomeen, Gregarinen, Conjugaten und anderer niederer Algen lehrt, dass bei vielen von ihnen in regelmässigen Cyclen Verschmelzungen von zwei Individuen eintreten, die wir nicht anders als einen Befruchtungsprocess deuten können.

Bei den Noctilucen beginnt die Conjugation damit, dass zwei gleich grosse, in Nichts voneinander unterschiedene Individuen sich mit ihren Mundöffnungen zusammenlegen und von hier aus unter Auflösung der Zellmembran verschmelzen. Es bildet sich zwischen ihnen eine immer breiter werdende Verbindungsbrücke aus, nach welcher die Protoplasmamassen von allen Seiten zusammenströmen, bis aus beiden Individuen eine grosse Zellblase entstanden ist. Die beiden Kerne, ein jeder von einem Centralkörperchen begleitet, wandern aufeinander zu und legen sich aneinander, verschmelzen aber nicht, wie uns die Untersuchungen von Ishikawa berichten (VII. 25). Nach einiger Zeit theilt sich das conjugirte Noctilucenpaar wieder durch Auftreten einer Scheidewand in zwei Zellen. Bei Beginn dieser Theilung strecken sich auch die beiden zu einem Paar verbundenen Kerne, werden in ihrer Mitte eingeschnürt und halbirt und weichen bei ihrer Trennung so auseinander, dass die Hälften von jedem Kern in je eines der beiden Theilstücke der Noctiluca zu liegen kommen. So gehen aus dem Copulationsprocess wieder zwei Individuen hervor, von denen jedes Kernsubstanz doppelten Ursprungs besitzt. Auf die Befruchtung folgt dann nach kürzerer oder längerer Zeit lebhafte Vermehrung durch Knospung und Schwärmerbildung.

Besonders wichtig für das Studium der Grundformen der Befruchtung ist die Ordnung der Conjugaten (VII. 11), die wieder in die drei Familien der Desmidiaceen, Mesocarpeen und Zygnemaceen zerfällt.

Bei zwei Arten von Desmidiaceen, bei Closterium und Cosmarium, hat Klebahn (VII. 27) auch feinere Details des Befruchtungsvorgangs aufgedeckt.

Zwei Closteriumzellen, welche sich in ihrer Form gekrümmten Spindeln vergleichen lassen, legen sich der Länge nach aneinander, wobei sie durch eine Gallertabscheidung zusammengehalten werden, und bilden dann in ihrer Mitte eine Ausstülpung. Beide Ausstülpungen berühren sich in grösserer Ausdehnung und verschmelzen unter Auflösung der sie trennenden Scheidewand zu einem gemeinsamen Copu-

lationskanal. In diesem sammelt sich allmählich das gesammte Protoplasma der beiden conjugirten Closteriumzellen an, indem es sich von der alten Zellmembran ablöst, und verschmilzt dabei zu einem einheitlichen, kugligen Körper, der sich zuletzt noch mit einer eigenen Membran umgiebt.

Die so durch Verschmelzung zweier gleichartiger Individuen entstandene Copulationsspore oder Zygote macht ein mehrere Monate dauerndes Ruhestadium durch (Fig. 150). Sie besitzt zwei Kerne, die von den gepaarten Zellen abstammen, aber sich während des ganzen Ruhestadiums getrennt erhalten. Erst mit dem Wiederbeginn einer neuen Vegetationsperiode im Frühjahr rücken die Kerne dicht zusammen und verschmelzen vollständig miteinander zum Keimkern.

Zu dieser Zeit schlüpft die Zygote, von einer feinen Haut umgeben, aus der alten Cellulosehülle aus, ihr Keimkern wandelt sich in eine grosse Spindel von etwas ungewöhnlichem Aussehen um (Fig. 151 *I*). Aus ihrer Theilung bilden sich darauf (Fig. 151 *II*) zwei Spindelhälften, die aber nicht in das Stadium des ruhenden Kerns eintreten, sondern sich sofort noch zu einer zweiten Theilung anschicken (Fig. 151 *III*). So entstehen aus dem Keimkern durch zwei, ohne Pause aufeinander folgende Theilungen vier Kerne (Fig. 151 *IV*).

Fig. 150.

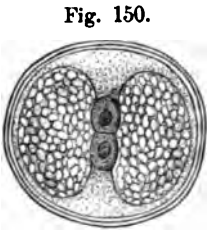


Fig. 151.

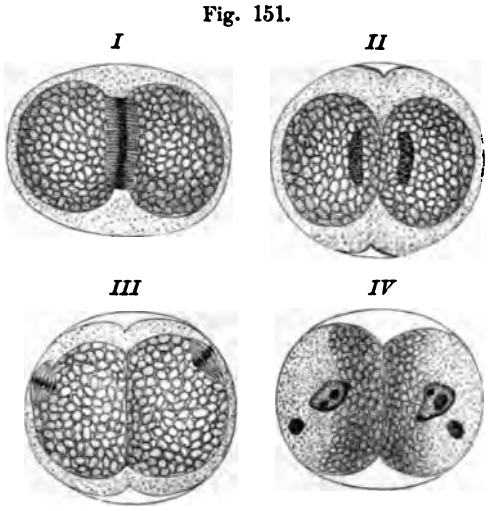


Fig. 152.

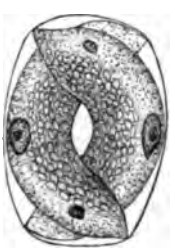


Fig. 150. Zygote von Closterium kurz vor der Keimung. Nach Klebahn Taf. XIII, Fig. 3.

Fig. 151. Verschiedene Keimstadien von Closterium. Nach Klebahn Taf. XIII, Fig. 6b, 8, 9, 11, 13.

Fig. 152. Zwei aus einer Copulationsspore entstandene Closterien vor dem Verlassen ihrer Hülle.

Währenddem hat sich auch der Protoplasmakörper der Zygote in zwei Halbkugeln (Fig. 151 IV) getheilt, von denen eine jede zwei aus Theilung einer Spindel hervorgegangene Kerne einschliesst. Die beiden Kerne gewinnen rasch ein verschiedenartiges Aussehen, indem der eine (der Grosskern nach Klebahn) gross und bläschenförmig wird, der andere,

(der Kleinkern), klein bleibt, sich besonders intensiv färbt und später spurlos verschwindet. Wie mir scheint, geht der Kleinkern zu Grunde und löst sich auf, ähnlich wie die Bruchstücke des Hauptkerns und die Nebenspindeln bei Infusorien. Noch ehe die Auflösung beendet ist, nehmen die beiden Theilhälften der Zygote allmählich die Form einer gewöhnlichen Closteriumzelle an (Fig. 152).

Was haben die doppelten, ohne Pause aufeinander folgenden Theilungen des Keimkerns für eine Bedeutung? Mir scheint durch sie derselbe Zweck, wie durch die Reductionstheilung bei der Reife der Ei- und Samenzelle, nur in einer etwas anderen Weise, erreicht zu werden. Wie hier vor der Befruchtung durch die doppelte Theilung des Kerns eine Reduction der Kernsubstanz auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt und so eine Summirung der Kernsubstanz durch Verschmelzung zweier Kerne in Folge der Befruchtung verhindert wird, so scheint mir bei den Desmidiaceen erst nach der Befruchtung eine Reduction der Kernsubstanz noch nachträglich vorgenommen und die durch die Copulation zweier Vollkerne hervorgerufene Verdoppelung der Kernmasse wieder zum Normalmaass zurückgeführt zu werden. Der Keimkern wird anstatt in zwei Tochterkerne durch sich unmittelbar folgende Theilungen in vier Enkelkerne zerlegt, anstatt halbirt, geviertelt: der Protoplasmakörper aber wird nur halbirt, und jede Theilhälfte erhält nur einen in Function tretenden Kern, während zwei der vier Kerne als entbehrlich geworden zu Grunde gehen.

Durch eine genaue Zählung der Kernsegmente in den verschiedenen Stadien müsste sich meine Annahme zur Gewissheit erheben lassen. Zu ihren Gunsten lässt sich vorläufig eine von Klebahn häufig gemachte Beobachtung anführen, dass bei Cosmarium die vier vom Keimkern abstammenden Enkelkerne auf die beiden Theilhälften der Zygote in ungleicher Zahl vertheilt werden, indem die eine einen einzigen activen Kern, die andere drei Kerne erhält, von denen zwei rückgebildet werden. Bei den zwei dem Untergang verfallenen Kernen ist es eben gleichgültig, ob sie beiden oder nur einer Zelle bei der Theilung zufallen; sie verhalten sich dabei wie Dottereinschlüsse.

Während bei den Desmidiaceen Copulation isolirt lebender Zellen beobachtet wird, lehren uns die Zygnemaceen, wie sich die Copulationsprocesse auch bei Zellcolonien abspielen können, bei denen viele Einzelzellen zu langen Fäden in einer Reihe untereinander verbunden sind.

Wenn in dem dichten Fadenfilz, mit welchem die Alge die Gewässer überzieht, zwei Fäden eine längere Strecke nahe beieinander liegen, kommt es zwischen benachbarten Zellen zu Conjugationen. Gewöhnlich treten alle Zellen gleichzeitig in die Vorbereitung zur Fortpflanzung ein: sie treiben seitliche Ausstülpungen einander entgegen. Diese verschmelzen an den Berührungsstellen, indem sich die Scheidewand auflöst, und stellen so quere Kanäle dar, welche in regelmässiger Entfernungen die beiden in Conjugation begriffenen Fäden wie die Sprossen einer Leiter verbinden (Fig. 153). Die Protoplasmakörper ziehen sich darauf von der Cellulosewand zurück und verschmelzen nach einiger Zeit untereinander.

Bei verschiedenen Arten der Zygnemaceen zeigt sich meine [illegible] und für sich geringfügiger, aber gerade dadurch interessanter und

bemerkenswerther Unterschied: denn er lehrt uns, in welcher Weise sich zuerst Geschlechtsdifferenzen ausbilden können.

Bei Monjeotia z. B. treten die beiden Protoplasmakörper in ähnlicher Weise wie bei den Desmidiaceen in den Copulationskanal ein und verschmelzen hier untereinander zu einer Zygote, die sich kuglig abrundet, Flüssigkeit auspresst und mit einer Membran umgiebt. In diesem Fall verhalten sich beide Zellen genau gleichartig; man kann weder die eine noch die andere als männlich oder weiblich bezeichnen.

Bei anderen Arten, wie bei Spirogyra (Fig. 153), bleibt die eine Zelle passiv in ihrer Zellhaut liegen und wird von der anderen Zelle, welche daher als die männliche bezeichnet werden kann, aufgesucht. Diese nämlich wandert in den Copulationskanal ein und durch ihn hindurch zu der weiblichen Zelle hin, als ob sie von ihr angezogen würde, und verschmilzt mit ihr zur Zygote (Fig. 153 *A a*).

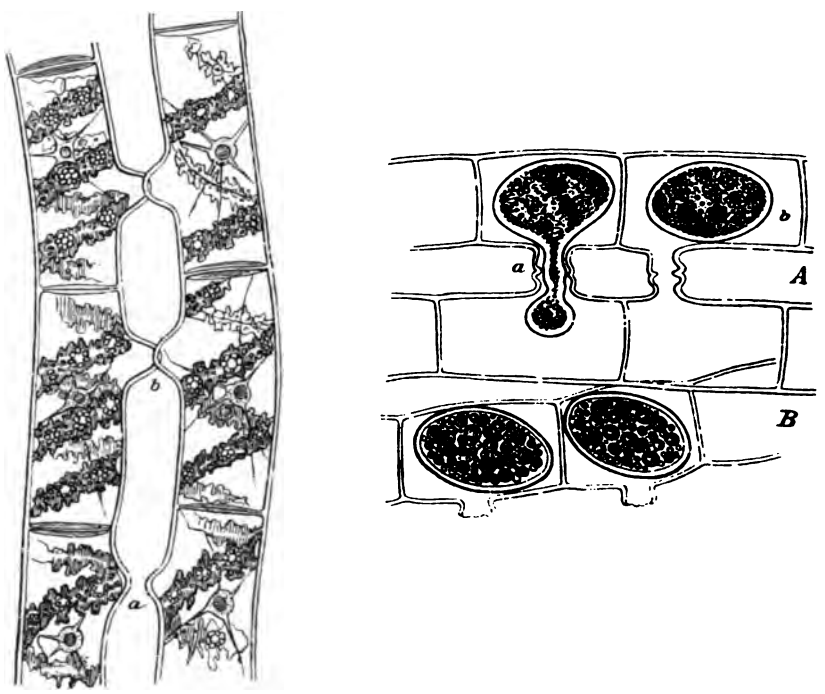


Fig. 153. Spirogyra longata. Nach Sachs Fig. 410.
Links einige Zellen zweier sich zur Copulation vorbereitender Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen; ausserdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen vertheilt. Der Zellkern jeder Zelle ist von Plasma umgeben, von welchem aus Fäden zur Zellwand gehen. Bei *b* Vorbereitungen zur Copulation. Rechts *A* in Copulation begriffen: bei *a* schlüpft der Plasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere; bei *b* haben sich die beiden Plasmakörper schon vereinigt; in *B* sind die jungen Zygoten schon mit einer Haut umkleidet.

Durch Behandlung der Zygote mit Reagentien und Farbstoffen lässt sich noch weiter feststellen, dass bald nach der Vereinigung der Zellen auch ihre Kerne sich nähern und zum Keimkern verbinden. Da in

einem Faden sich alle Zellen entweder nur männlich oder weiblich verhalten, so hat von zwei copulirten Fäden gewöhnlich der eine den Inhalt aller seiner Zellkammern entleert, während der andere in jedem Fach eine Zygote einschliesst (Fig. 153 *B*). Diese umgiebt sich mit verschiedenen Hüllen, macht gewöhnlich bis zum nächsten Frühjahr ein längeres Ruhestadium durch, beginnt dann zu keimen und wächst wieder durch Quertheilungen zu einem langen Spirogyrafaden aus.

Der oben hervorgehobene Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Spirogyrafäden ist übrigens keineswegs ein streng durchgeführter, sondern mehr ein relativer. Es kann nämlich der Fall eintreten, dass ein und derselbe Spirogyrafaden umbiegt und dass sein eines Ende in die Nähe vom anderen Ende zu liegen kommt. Unter solchen Bedingungen erfolgen Paarungen zwischen den an entgegengesetzten Enden desselben Fadens gelegenen Zellen, so dass Zellen, die unter anderen Verhältnissen als männliche fungirt haben würden, eine weibliche Rolle spielen.

Bei den bisher betrachteten Familien der Noctilucen und Conjugaten, denen sich andere wie die Diatomeen, Gregarinen etc. anschliessen, sind es grosse, in Membranen eingehüllte Protoplasmakörper, die sich paaren, nachdem sie Perioden vegetativer Vermehrung durch einfache Theilung durchgemacht haben. Eine zweite Reihe von Urformen der geschlechtlichen Zeugung liefern uns niedere, pflanzliche Organismen aus der Klasse der Algen. Zum Zwecke der Fortpflanzung erzeugen sie besondere Zellen, die Schwärmsporen, die sich durch ihre geringe Grösse, durch das Fehlen einer Zellhaut und durch den Besitz von zwei Geisseln oder zahlreichen Flimmern, mit denen sie sich selbstthätig im Wasser fortbewegen, von den vegetativen Zellen unterscheiden. Sie sind von besonderem Interesse dadurch, dass sie uns zeigen, wie sich durch allmähliche Differenzirung und Arbeitstheilung nach entgegengesetzter Richtung hochgradigere Gegensätze — typische Eier und typische Samenfäden — entwickelt haben.

Die Schwärmsporen sind kleine, bewegliche, membranlose Zellen von meist birnenförmiger Gestalt (Fig. 154, 155, 157, 158). Ihr zugespitztes Ende, der Schnabel, ist das vordere und schreitet bei der Fortbewegung im Wasser voran; es besteht aus hyalinem Protoplasma, das häufig einen rothen oder braunen Pigmentfleck (Augenfleck) einschliesst; der übrige Körper ist je nach der Art hyalin oder durch Farbstoff grün, roth oder braun gefärbt und enthält eine oder zwei contractile Vacuolen (Fig. 154). Zur Fortbewegung dienen Geisseln, die vom hyalinen Vorderende entspringen, gewöhnlich ein Paar (Fig. 154), seltener eine einzige oder vier oder mehr (Fig. 14).

Fig. 154. Schwärmspore von Mikrogromia socialis. Nach R. Hertwig.

Die Schwärmsporen entstehen zu gewissen Zeiten entweder durch wiederholte Zweitheilung oder auf dem Wege der Vielzellbildung (S. 187 bis 189) aus dem Inhalt einer Mutterzelle. Bei Zweitheilung ist ihre Anzahl eine geringe und beläuft sich auf 2, 4, 8 oder 16, bei der Vielzellbildung dagegen kann die Zahl eine ausserordentlich grosse werden, weil dann auch die Mutterzellen einen beträchtlichen Umfang besitzen, und kann bis auf 7000 und 20,000 steigen. Durch Platzen der Membran der Mutterzelle an irgend einer Stelle wird die Brut nach Aussen entleert.

Es giebt zwei Arten von Schwärmsporen, die zu ver-

schiedenen Zeiten gebildet werden, Schwärmsporen, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und neuen kleinen Algenpflänzchen den Ursprung geben, und Schwärmsporen, die der Befruchtung bedürfen. Die Mutterzellen, aus denen die ersteren entstehen, nennen die Botaniker Sporangien, die Mutterzellen der letzteren dagegen Gametangien.

Uns interessiren hier nur die Geschlechtssporen oder Gameten.

Bei vielen, niederen Algen können die sich paarenden Schwärmsporen (Fig. 155 *a*, *b*, *c*, *d*) in keiner Weise, weder nach ihrer Grösse, noch nach ihrer Bewegung oder nach ihrem sonstigen Verhalten voneinander unterschieden werden (Ulothrix, Bryopsis, Botrydium, Acetabularia etc.).

Bei anderen Arten dagegen bilden sich Geschlechtsdifferenzen heraus, welche uns männliche und weibliche Gameten zu unterscheiden gestatten. Im ersteren Falle redet man von einer isogamen, im zweiten Fall von einer oogamen Befruchtung.

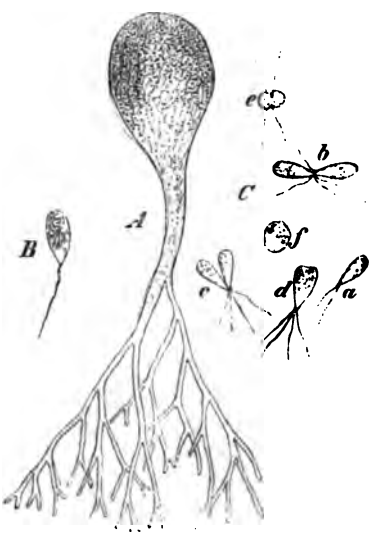


Fig. 155. Botrydium granulatum. Nach Strasburger Fig. 139. *A* Ein frei gelegtes Pflänzchen mittlerer Grösse. Vergr. 28. *B* Eine Schwärmspore mit Jodlösung fixirt. Vergr. 540. *C* Isogameten und zwar bei *a* ein einzelner Isogamet, bei *b* zwei Isogameten in der ersten Berührung, bei *c*, *d* u. *e* in seitlicher Verschmelzung, bei *f* die Zygospore nach vollzogener Verschmelzung der Gameten. Vergr. 540.

Als Beispiel isogamer Befruchtung (Fig. 155) kann uns Botrydium oder Ulothrix dienen. Wenn man in einem Wassertropfen die kleinen Schwärmer aus verschiedenen Zuchten zusammenbringt und mit starker Vergrösserung beobachtet, so kann man leicht wahrnehmen, wie alsbald einzelne mit ihren hyalinen Vorderenden sich einander nähern *(b)*, sich berühren und nach kurzer Zeit zu verschmelzen beginnen. Zuerst legen sie sich mit ihren Seiten aneinander *(c)*, dann schreitet die Verwachsung allmählich von vorn nach hinten fort.

Die Paarlinge *(d)* tummeln sich noch weiter im Wasser herum. Ihre Bewegung ist eine unregelmässig intermittirende und nimmt einen taumelnden Charakter an. Nach einiger Zeit ist die Verschmelzung so weit gediehen, dass beide Gameten einen einzigen ovalen, entsprechend dickeren Körper bilden, an welchem nur noch die Anwesenheit von zwei Pigmentflecken und vier Geisseln den Ursprung durch Paarung zweier Individuen verrathen *(e, f)*. Jetzt verlangsamt allmählich das Pärchen (die Zygote) ihre Bewegungen, kommt schliesslich zur Ruhe, verliert die vier Geisseln, indem sie eingezogen oder abgeworfen werden, rundet sich ab und umgiebt sich mit einer besonderen Membran.

Häufig tritt das Ruhestadium schon wenige Minuten nach Beginn der Paarung ein, in anderen Fällen aber kann die Zygote noch mem-

branlos und mit vier Cilien versehen drei Stunden lang im Wasser herumschwärmen, bis sie die Geisseln einzieht und zu Boden sinkt.

Noch besser als bei den Conjugaten lässt sich das allmähliche Auftreten der geschlechtlichen Differenzirung bei den zahlreichen Arten niederer Algen mit Gametenbefruchtung verfolgen.

Wie bei Spirogyra (Fig. 153) von den beiden sonst völlig gleichartigen Paarlingen der eine als weiblich bezeichnet werden kann, weil er in Ruhe verharrt und zum Zweck der Conjugation von dem anderen aufgesucht werden muss, so bildet sich ein analoges Verhältniss bei den Phaeosporeen und Cutleriaceen heraus.

Bei einzelnen Phaeosporeenarten sind männliche und weibliche Schwärmzellen bei ihrer Entleerung aus den Mutterzellen voneinander nicht unterscheidbar, sie sind von gleicher Grösse und mit einem Pigmentfleck und zwei Geisseln versehen. In der Zeit des Herumschwärmens tritt eine Paarung nicht ein. Bald aber macht sich ein Unterschied zwischen den Gameten geltend. Einige von ihnen kommen frühzeitig zur Ruhe, sie heften sich mit der Spitze einer Geissel an irgend einen festen Gegenstand an und bringen demselben durch Verkürzung und Einziehung der Geissel ihren Plasmakörper näher, wobei auch die zweite Cilie eingezogen wird. Solche zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen können jetzt als weibliche bezeichnet werden; sie sind nur für wenige Minuten befruchtungsfähig; sie üben, wie Berthold sich ausdrückt, auf die längere Zeit im Wasser herumschwimmenden männlichen Gameten „eine starke Anziehungskraft aus", so dass um ein Ei oft Hunderte von Schwärmern in wenigen Augenblicken vereint sind, von denen einer mit ihm verschmilzt (VII. 51).

Schon deutlicher ausgeprägt ist die Geschlechtsdifferenz bei den Cutleriaceen. Hier nämlich gewinnen die geschlechtlichen Schwärmzellen während ihrer Entstehung in der Mutterpflanze eine ungleiche Grösse, indem die weiblichen einzeln, die männlichen gewöhnlich in Achtzahl in einer Mutterzelle gebildet werden. Der Grössenunterschied fällt daher schon ziemlich auf. Beide Gametenarten schwärmen eine Zeit lang im Wasser herum; eine Befruchtung kann aber erst erfolgen, wenn der weibliche Schwärmer zur Ruhe kommt, die Geisseln einzieht und sich abrundet. Das befruchtungsfähig gewordene Ei zeigt einen hyalinen Fleck, welcher durch das Einziehen des vorderen, schnabelartigen Endes entstanden ist, den sogenannten Empfängnissfleck. Das ist die einzige Stelle, an welcher einer von den kleinen, männlichen Schwärmern, welche bald die zur Ruhe gekommene, weibliche Zelle umlagern, die Paarung ausführen kann. Nach vollendeter Befruchtung umgiebt sich die Zygote mit einer Cellulosehülle.

Die bei den Cutleriaceen schon schärfer ausgeprägte Geschlechtsdifferenz findet sich noch mehr gesteigert bei den Fucaceen, Characeen und anderen Algen. Hier treten die weiblichen Zellen, die eine sehr beträchtliche Grösse erreichen, auch nicht vorübergehend mehr in das Stadium einer Schwärmzelle ein. Entweder werden sie als kuglige, unbewegliche Eizellen bei der Reife nach Aussen ausgestossen (Fucaceen) (Fig. 156 *G*), oder sie werden an ihrem Ursprungsort, im Oogonium, befruchtet. Im Gegensatz zu den Eizellen sind die männlichen Schwärmzellen (Fig. 156 *F*) noch kleiner und beweglicher als die bisher betrachteten Schwärmsporen geworden und haben den charakteristischen Habitus von Samenfäden angenommen; sie bestehen fast nur aus Kernsubstanz und den beiden Geisseln, die als Fortbewegungsorgane dienen.

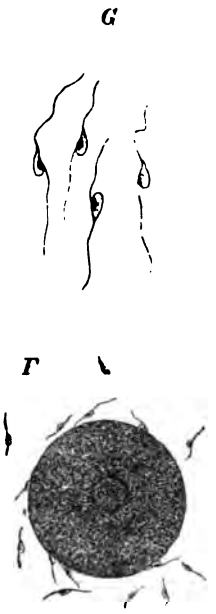


Fig. 156. Spermatozoïden von Fucus platycarpus. 540mal vergr. Ei mit anhaftenden Spermatozoïden. 240-mal vergr. Nach STRASBURGER Fig. 142 *G* u. *F*.

Die Ansicht, dass Eier und Samenfäden der höheren Algen sich genetisch von Schwärmzellen ableiten lassen, die sich nach entgegengesetzten Richtungen geschlechtlich differenzirt und allmählich einen specifisch weiblichen und männlichen Habitus angenommen haben, lässt sich noch schlagender als durch die eben angestellte Vergleichung der einzelnen Algenfamilien an der kleinen Familie der Volvocineen beweisen.

Für die uns beschäftigende Frage sind die Volvocineen dadurch besonders interessant und wichtig, dass hier einzelne Arten, die sich sonst in ihrem ganzen Aussehen ausserordentlich ähnlich sind, Pandorina morum, Eudorina elegans, Volvox globator, theils keine, theils eine deutlich ausgeprägte Geschlechtsdifferenz der beiden Geschlechtszellen, theils ein vermittelndes Zwischenstadium erkennen lassen. Das ganze Verhältniss ist so beweisend, dass es sich wohl verlohnt, auf dasselbe noch etwas näher einzugehen.

Pandorina morum, in der Literatur dadurch besonders bekannt geworden, dass Pringsheim (VII. 35) an dieser Art die Paarung zweier Schwärmsporen zuerst im Jahre 1869 entdeckt hat, bildet kleine Colonien von etwa 16 Zellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingeschlossen sind. (Fig. 157 *II*). Jede Zelle trägt an ihrem vorderen Ende zwei Geisseln, die über die Oberfläche der Gallerte hervorsehen und zur Fortbewegung dienen.

Zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung zerfällt jede der sechzehn Zellen gewöhnlich in acht Zellen, die nach einiger Zeit frei werden und für sich allein herumschwärmen (Fig. 157 *III, IV*). Die ovalen Schwärmzellen, deren Körper grün ist mit Ausnahme des vorderen, etwas zugespitzten Endes, welches hyalin ist, einen rothen Pigmentfleck und zwei Geisseln besitzt, sind nicht genau von gleicher Grösse. Hierin ist indessen ein Geschlechtsunterschied bei Pandorina nicht ausgeprägt. Denn wenn von zwei verschiedenen Colonien Schwärmzellen zusammenkommen, so bemerkt man in dem Gewimmel bald solche, die sich paarweise (Fig. 157 *IV*, *V*) nähern, bald zwei kleine, bald zwei gleich grosse, bald eine kleine und eine grosse.

Beim Zusammentreffen berühren sich die Paarlinge zuerst mit ihren Spitzen (*IV*), verschmelzen dann zu einem bisquitförmigen Körper, der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (*VI, VII*, ×). Diese umgiebt sich einige Minuten nach der Befruchtung mit einer Cellulosehaut und tritt als Zygote in ein Ruhestadium ein, in welchem ihre ursprünglich grüne Farbe in ein Ziegelroth übergeht.

Eine geschlechtliche Verschiedenheit macht sich bei Eudorina elegans bemerkbar, bei einer Art, welche der Pandorina sonst ausserordentlich ähnlich und wie diese eine Gallertblase ist, die 16 bis 32 Zellen enthält (Fig. 158). Zur Zeit der Fortpflanzung differenziren sich die Colonien in männliche und weibliche.

In den weiblichen Colonien wandeln sich die einzelnen Zellen, ohne

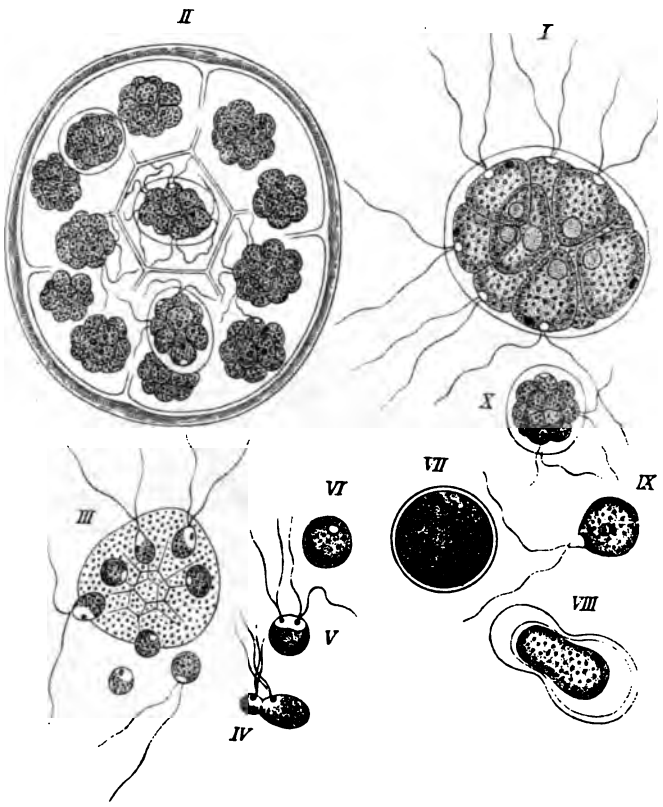


Fig. 157. Entwicklung von Pandorina Morum nach PRINGSHEIM. Aus SACHS Fig. 411.

I Eine schwärmende Familie; *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; *III* eine geschlechtliche Famile, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygote; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygote in eine grosse Schwärmzelle; *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.

sich weiter zu theilen, in kuglige Eier um; in den männlichen Colonien dagegen zerfällt jede Zelle durch mehrfach wiederholte Theilung in ein Bündel von 16 bis 32 Samenfäden (Fig. 158 *M*[1]). Dieselben sind „lang gestreckte Körperchen, vorn mit zwei Cilien, deren anfangs grüne Farbe sich in gelb verwandelt". Die einzelnen Bündel lösen sich von der Muttercolonie los und schwärmen im Wasser herum. „Treffen sie auf eine weibliche Colonie, so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien; die männliche Colonie wird dadurch fixirt und fällt dabei auseinander, worauf sich die vereinzelten Samenfäden, die sich jetzt noch bedeutend strecken, in die Gallertblase der weiblichen Colonie einbohren. Sie dringen hier bis zu den Eizellen vor und legen sich (oft in Mehrzahl), nachdem sie an denselben tastend herumgekrochen sind, an sie an. Man darf annehmen, was in vielen anderen Fällen ja beobachtet ist, dass eine dieser Samenzellen in je eine Eizelle eindringt" (Sachs).

Bei Volvox globator (Fig. 159) endlich ist die Differenzirung am weitesten durchgeführt, indem von den sehr zahlreichen Zellen, welche

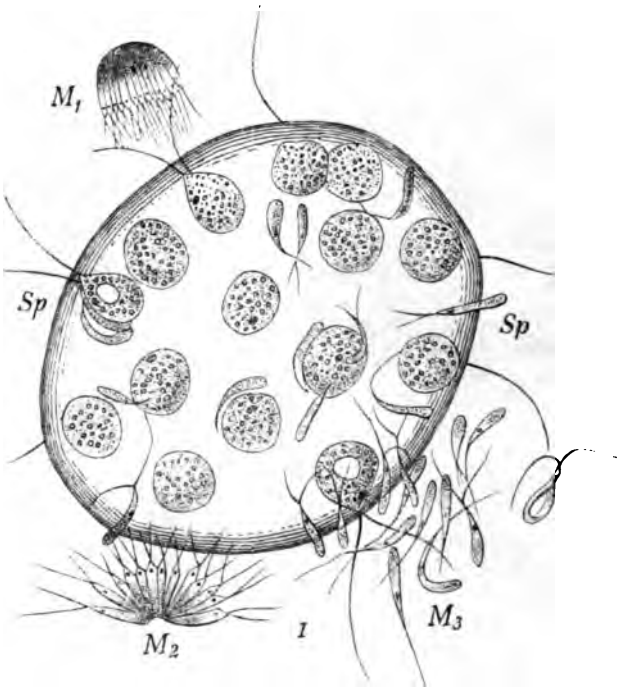


Fig. 158. Eudorina elegans, eine weibliche Colonie (Coenobium) von Zoospermien *Sp* umschwärmt (nach Goebel). *M*1—*M*3 Bündel von Samenzellen. Aus Sachs Fig. 412.

eine kuglige Colonie zusammensetzen, ein Theil vegetativ bleibt, der andere Theil sich in Geschlechtszellen umwandelt. Bei Volvox erreichen

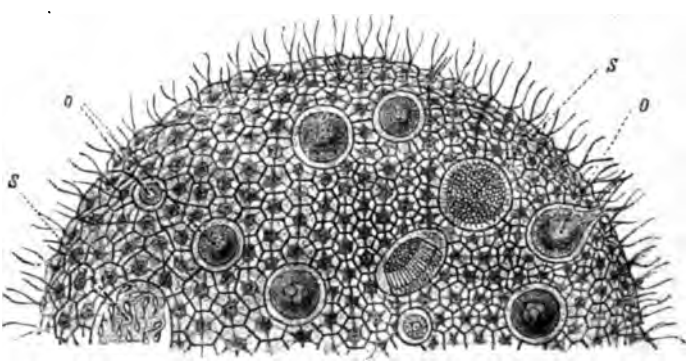


Fig. 159. Volvox globator, geschlechtliche, hermaphroditische Colonie, nach Cienkovsky und Bütschli combinirt und etwas schematisirt. Nach Lang Fig. 21. *S* männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier).

die Eier *(O)* noch eine viel bedeutendere Grösse als bei Eudorina und werden von den sehr kleinen, mit zwei Geisseln herumschwärmenden Samenelementen *(S)* befruchtet.

Angesichts der im fünften Abschnitt zusammengestellten, zahlreichen Thatsachen kann wohl der Satz als feststehend betrachtet werden, dass Ei- und Samenzellen aus ursprünglich gleichartig beschaffenen, nicht unterscheidbaren Fortpflanzungszellen durch Differenzirung nach entgegengesetzten Richtungen entstanden sind.

II. Die Physiologie des Befruchtungsprocesses.

Nach der Besprechung der morphologischen Erscheinungen, die sich im Organismenreich beim Befruchtungsprocess beobachten lassen, bleibt noch ein weites und schwieriges Forschungsgebiet übrig, die Untersuchung der Eigenschaften, welche Zellen haben müssen, um sich im Zeugungsakt vereinigen und den Ausgang für einen neuen Entwicklungscyclus bilden zu können.

Zunächst ist klar, dass nicht jede Zelle eines vielzelligen Organismus in die Lage kommt, zu befruchten oder befruchtet zu werden, und dass auch die Geschlechtszellen nur in einem oft kurz bemessenen Zeitraum für die Zeugung tauglich sind. Es müssen also in den Zellen zum Zweck der Zeugung bestimmte Dispositionen geschaffen werden, welche wir einstweilen unter dem allgemeinen Ausdruck „Befruchtungsbedürftigkeit" zusammenfassen wollen.

Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen allein garantirt aber noch lange nicht den Erfolg der Befruchtung. Dies lehrt schon die einfache Thatsache, dass reife Eier und reifer Samen, von verschiedenen Organismen zusammengebracht, sich nicht entwickeln. Zur Befruchtungsbedürftigkeit muss daher noch ein zweiter Faktor hinzutreten; die Zellen, welche sich geschlechtlich vereinigen sollen, müssen in ihrer Organisation zu einander passen und in Folge dessen auch die Neigung haben, sich miteinander zu verbinden. Wir wollen den Inbegriff dieser Eigenschaften als sexuelle Affinität bezeichnen.

Die Physiologie des Befruchtungsprocesses lässt sich mithin in zwei Abschnitte zerlegen: 1) in die Untersuchung der Befruchtungsbedürftigkeit, und 2) in die Untersuchung der sexuellen Affinität der Zellen. In einem dritten Abschnitt soll schliesslich noch auf einige Hypothesen eingegangen werden, welche von verschiedenen Seiten über das Wesen und den Zweck der Befruchtung aufgestellt worden sind.

1) Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen.

Unter Befruchtungsbedürftigkeit verstehen wir einen Zustand der Zelle, in welchem sie für sich allein die Fähigkeit verloren hat, den Lebensprocess fortzusetzen, diese Fähigkeit aber in sehr gesteigertem Maasse wiedererlangt, wenn sie sich mit einer zweiten Zelle im Befruchtungsakt verbunden hat. Ein tieferer Einblick in das Wesen dieses Zustandes fehlt uns zur Zeit noch durchaus; denn es handelt sich um Eigenschaften der lebenden Substanzen, die ausserhalb des Bereiches unserer sinnlichen Wahrnehmung liegen und sich uns nur in ihren Folgeerscheinungen zu erkennen geben. Auch ist das dunkle Gebiet von Seiten der Physiologie noch wenig einer planmässigen Bearbeitung unterworfen worden. Wir können daher hier nur auf einige Erfahrungen aufmerksam machen, welche die physiologische Untersuchung in Zukunft zu vermehren und zu vertiefen haben wird. Am meisten wird hierbei

eine Vertiefung unseres Wissens von dem Studium der niedersten Organismen zu erwarten sein, weil bei ihnen die Einzelzellen eine absolute oder wenigstens noch eine sehr grosse Selbständigkeit besitzen und nicht wie bei den höheren Organismen in Beziehung und Abhängigkeit von den übrigen Zellen des Körpers gesetzt sind. Bei ihnen sind daher die Grundphänomene des Lebens in grösserer Klarheit zu erkennen.

Die zur Zeit vorliegenden Erfahrungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Die Befruchtungsbedürftigkeit tritt im Leben der Zelle periodisch ein; 2) sie ist überall nur von kurzer Zeitdauer; 3) sie ist bis zu einem gewissen Grade von äusseren Einflüssen abhängig, und damit hängt es dann wohl 4) zusammen, dass sie in manchen Fällen aufgehoben und in Parthenogenese und Apogamie umgewandelt werden kann.

Dass die Befruchtungsbedürftigkeit eine im Lebensprocess der Zelle periodisch eintretende Erscheinung ist, lässt sich am besten auf experimentellem Wege durch das Studium der Infusorien beweisen. Maupas (VII. 30) hat hierüber sehr zahlreiche, verdienstvolle Untersuchungen angestellt.

Im Leben eines jeden Infusors kann man eine Periode der Geschlechtslosigkeit und eine Periode der Geschlechtsreife oder Befruchtungsbedürftigkeit unterscheiden. Die erstere beginnt, wenn sich zwei Thiere gegenseitig befruchtet haben und sich trennen; sie führt zu einer Vermehrung der Individuen durch rasch sich wiederholende Theilungen. In dieser Periode kann man Individuen aus verschiedenen Culturen zusammenbringen und sie Bedingungen aussetzen, welche für die Conjugation am günstigsten sind, ohne dass es jemals zu Paarungen kommt. Erst längere Zeit nach Ablauf einer Paarung werden die Infusorien wieder befruchtungsbedürftig. Werden dann aus zwei Culturen Individuen unter geeigneten Bedingungen zusammengebracht, so erfolgen reichliche Paarungen in wenigen Tagen.

So hat Maupas festgestellt, dass bei Leukophrys patula Individuen, welche der 300sten bis 450sten Generation nach einem Befruchtungsakt angehören, allein fruchtbare Copulationen ausführen können. Für Onychodromus fällt diese Periode der Befruchtungsbedürftigkeit etwa zwischen die 140ste bis 230ste Generation und bei Stylonichia pustulata zwischen die 130ste bis 180ste.

Der zweite Satz lautete: Der Zustand der Befruchtungsbedürftigkeit ist überall nur von kurzer Zeitdauer. Wenn Zellen, die für die Befruchtung reif sind, nicht rechtzeitig befruchtet werden, so gehen sie bald zu Grunde. Infusorien, Algenschwärmer, thierische Eizellen liefern uns Beispiele zur Bestätigung des Satzes.

Wenn die einzelnen Individuen der oben als Beispiel benutzten Infusorienart „Onychodromus" während der 140sten bis 230sten Generation oder Individuen von Stylonichia pustula während der 130sten bis 180sten Generation nicht Gelegenheit erhalten, sich zu paaren, so werden sie geschlechtsalt oder überreif. Sie fahren zwar noch fort, sich durch Theilung zu vervielfältigen, können sich sogar noch paaren, aber ohne Erfolg. Denn trotz der Paarung verfallen sie einer allmählichen Zerstörung ihrer Organisation durch „senile Degeneration", wie sich Maupas ausdrückt. Der Eintritt derselben lässt sich an charakteristischen Veränderungen des Kernapparats erkennen.

Schwärmsporen oder Gameten von Algen sterben oft schon nach einigen Stunden ab, wenn sie im Wasser herumgeschwärmt sind, ohne

zur Paarung mit geeigneten Individuen gelangt zu sein. Die Empfängnissfähigkeit der grossen weiblichen Gameten von der Algenart Cutleria, wenn sie, zur Ruhe gekommen, ein Ei darstellen, ist eine verhältnissmässig kurze. Mehrfache, von Falkenberg (VII. 10) angestellte Versuche zeigten, „dass am dritten Tage nach eingetretener Ruhe noch nahezu alle Eier, am vierten Tage noch etwa die Hälfte derselben befruchtungsfähig waren. Nach dem vierten Tage hatten dagegen alle Eier ihre Empfängnissfähigkeit eingebüsst, und wenn man ihnen auch jetzt noch Spermatozoïdien zusetzte, so begannen sie doch nunmehr unter denselben Erscheinungen wie die vom Zutritt der befruchtenden Zellen gänzlich abgeschnitten gebliebenen Eier abzusterben".

Reife, thierische Eizellen endlich haben, auch wenn sie sich in ihrer normalen Umgebung im Eierstock oder in den Eileitern befinden, nicht minder eine kurze Lebensdauer; sie gerathen bald in einen Zustand der Ueberreife (Hertwig VI. 32). Ihre normalen Functionen sind geschwächt; sie lassen sich zwar noch eine Zeit lang befruchten, aber in anormaler Weise durch Eindringen vieler Samenfäden; sie treten in Folge dessen auch nur in einen gestörten Entwicklungsprocess ein. Hierin liegt unverkennbar eine Analogie mit der senilen Degeneration von Infusorien vor, die zur geeigneten Zeit an der Paarung verhindert waren.

Der dritte Satz, dass das frühere oder spätere Eintreten der Befruchtungsbedürftigkeit von äusseren Verhältnissen abhängig ist, lässt sich in einigen Fällen sehr deutlich nachweisen.

So kann man durch stets erneute, reichliche Zufuhr von Nahrung Culturen von Infusorien an der Paarung verhindern (Maupas VII. 30). Sie fahren fort, sich zu theilen, bis die ganze Cultur in Folge Eintritts von „seniler Degeneration" (Entartung) ausstirbt. Umgekehrt kann man Culturen von Infusorien, welche sich dem Zustand der Geschlechtsreife nähern, durch Nahrungsentziehung sofort zur Paarung bestimmen. „Une riche alimentation", bemerkt Maupas, „endort l'appétit conjugant; le jeûne, au contraire, l'éveille et l'excite."

Ebenso hat Klebs (VII. 28) für das Wassernetz (Hydrodiktyon) einen Einfluss der äusseren Lebensbedingungen auf die Bildung der Geschlechtszellen wahrnehmen und dieselbe bald früher hervorrufen, bald verhindern können.

Klebs hat gesunde, aus der freien Natur stammende Netze zur Gametenbildung dadurch gebracht, dass er sie in eine Rohrzuckerlösung von 7—10 % cultivirte. Nach 5—10 Tagen zerfällt das Netz vollständig, indem in fast allen Zellen sich Gameten entwickelten. Ferner wird in den Zellen die Neigung zur Gametenbildung gesteigert, wenn man frische Netze in niedrigen Glasschalen mit relativ wenig Wasser an einem sonnigen Fenster cultivirt. Nach Klebs besteht der Einfluss der Zimmercultur darin, „dass durch sie das Wachsthum zum Stillstand gebracht, dagegen die Erzeugung organischer Substanz mit Hilfe der Assimilation nicht behindert wird, während gleichzeitig ein gewisser Mangel an Nährsalzen eintritt."

Auf der anderen Seite lässt sich, in ähnlicher Weise wie bei den Infusorien, die geschlechtliche Fortpflanzung unterdrücken. Zu dem Zwecke braucht man nur ein Netz, welches in seinen Zellen Gameten zu bilden beginnt, in eine 0,5—1,0 %ige Nährlösung zu übertragen, welche aus 1 Theil schwefelsaurer Magnesia, 1 Theil phosphorsauren Kalis, 1 Theil salpetersauren Kalis und 4 Theilen salpetersauren Kalks

besteht. Nach einiger Zeit liefert es ungeschlechtliche Schwärmsporen, namentlich wenn es dann in frisches Wasser zurückgebracht wird.

Nach Beobachtungen von Eidam bildet ein kleiner Pilz, Basidiobolus ranarum, auf reichlichem Nährsubstrat aus Conidien gezüchtet, ein kräftiges Mycel, das gleichzeitig sowohl ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen (Conidien) als auch Geschlechtszellen erzeugt. Auf einem erschöpften Nährboden dagegen liefern die Conidien ein spärliches Mycel, welches sich sofort und ausschliesslich durch Geschlechtszellen, die sich zu Zygosporen verbinden, fortpflanzt.

Reichliche Ernährung begünstigt bei Pflanzen, wie die Erfahrung der Gärtner lehrt, die vegetative Vermehrung und behindert die Samenbildung, während umgekehrt Blüthen- und Samenbildung befördert wird durch Beschränkung des vegetativen Wachsthums (Beschneiden von Wurzeln und Sprossen) und dadurch hervorgerufene Hemmung des Nahrungszuflusses.

Auch für Thiere, die sich auf parthenogenetischem Wege vermehren, liegen entsprechende Beobachtungen vor. Wenn der Phylloxera vastatrix die Nahrung entzogen wird, so kommen alsbald, wie Keller (VII. 26) durch Experimente gezeigt hat, die geflügelten Geschlechtsformen zum Vorschein, und es werden befruchtete Eier abgelegt.

In manchen Fällen, namentlich bei niederen Organismen, ist die Befruchtungsbedürftigkeit nur eine relative.

Wenn bei der Alge Ectocarpus (VII. 51) die weibliche Gamete zur Ruhe gekommen ist, so ist sie für wenige Minuten empfängnissfähig geworden. „Erfolgt in dieser Zeit keine Befruchtung, so wird der Geisselfaden vollständig eingezogen, das Ei rundet sich ab und scheidet eine Cellulosehaut aus. Nach 24—48 Stunden zeigen sich dann die ersten Spuren einer parthenogenetischen Keimung." Sogar die männlichen Gameten sind hier, wenn auch in geringerem Grade als die weiblichen, spontan entwicklungsfähig. Nachdem dieselben mehrere Stunden herumgeschwärmt sind, gelangen sie schliesslich, wie Berthold mittheilt, zur Ruhe, „aber nur ein Theil entwickelt sich langsam zu sehr schwächlichen und empfindlichen Keimpflanzen, ein anderer Theil desorganisirt sich sogleich oder nach Verlauf von ein bis zwei Tagen".

Ein sehr eigenthümliches, facultatives Verhältniss zeigen die Bienen, deren Eier sich, gleichgültig ob sie befruchtet werden oder nicht, wieder zu Bienen entwickeln. Nur liefern sie im unbefruchteten Zustand Drohnen, dagegen in Folge der Befruchtung weibliche Thiere (Arbeitsbienen und Königinnen). Zuweilen entstehen Zwitter, wie Leuckart meint, aus Eiern, bei denen die Befruchtung zu spät erfolgte, um die in männlicher Richtung fortgeschrittene Entwicklung ganz umzugestalten. Die Möglichkeit, durch äussere Eingriffe in Geschlechtszellen den Eintritt der Befruchtungsbedürftigkeit zu beschleunigen oder sie im entgegengesetzten Fall aufzuhalten und eventuell aufzuheben, wirft Licht auf die Erscheinungen der Parthenogenese und Apogamie, auf welche wir jetzt noch viertens näher einzugehen haben.

a) Die Parthenogenese.

In den meisten Fällen sind die Geschlechtszellen im Thier- und Pflanzenreich, wenn sie nicht rechtzeitig zur Copulation gelangen, unfehlbar dem raschen Untergang verfallen. Obwohl aus eminent entwick-

lungsfähiger Substanz bestehend, können sie sich trotzdem nicht beim Fehlen der einen Bedingung entwickeln.

Von der Unmöglichkeit spontaner Entwicklung der Eizellen waren die meisten Naturforscher bis vor Kurzem so sehr überzeugt, dass sie die Angaben über Jungfernzeugung bei einzelnen Thierarten ungläubig aufnahmen, weil sie in ihnen einen Verstoss gegen ein Naturgesetz erblickten. Und in der That kann es ja für die Säugethiere und für die meisten anderen Organismen als ein Naturgesetz bezeichnet werden, dass ihre männlichen und weiblichen Geschlechtszellen für sich allein absolut entwicklungsunfähig sind. Eine Säugethierart würde unfehlbar aussterben, wenn ihre männlichen und weiblichen Individuen sich nicht zum Zeugungsakt verbänden. Trotzdem kann es nicht als ein allgemeines Naturgesetz bezeichnet werden, dass die Eier ohne Befruchtung auch stets entwicklungsunfähig sind.

Sowohl im Pflanzenreich wie im Thierreich kommen zahlreiche Fälle vor, dass in besonderen Geschlechtsorganen Zellen gebildet werden, welche ihrer ganzen Anlage nach ursprünglich bestimmt waren, sich als Eier durch Befruchtung zu entwickeln, welche aber die Befruchtungsbedürftigkeit nachträglich verloren haben und sich in Folge dessen ganz wie vegetative Fortpflanzungszellen, wie Sporen, verhalten.

Eine höhere Alge, die Chara crinita, findet sich im ganzen nördlichen Europa nur in weiblichen Exemplaren. Trotzdem werden in ihren Oogonien Eier gebildet, die sich auch ohne Befruchtung zu normalen, keimfähigen Früchten entwickeln.

Noch lehrreicher sind die Fälle von Parthenogenese im Thierreich. Sie sind namentlich bei kleinen Thieren aus dem Stamm der Arthropoden, bei Rotatorien, Aphiden, Daphnoiden, Lepidopteren etc. beobachtet worden. Dieselben Weibchen bringen zu gewissen Zeiten in ihrem Eierstock nur Eier hervor, welche sich ohne Befruchtung entwickeln, und zu anderer Zeit wieder Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Beide physiologisch so verschiedenen Eier unterscheiden sich gewöhnlich auch in ihrem Aussehen. Die parthenogenetischen Eier sind ausserordentlich klein und dotterarm und werden demgemäss in grösserer Zahl und in kurzer Zeit entwickelt. Die befruchtungsbedürftigen Eier dagegen übertreffen sie um ein Vielfaches an Grösse und Dotterreichthum und brauchen längere Zeit zu ihrer Entwicklung. Da die ersteren allein im Sommer, die letzteren hauptsächlich bei Beginn der kalten Jahreszeit gebildet werden, hat man sie auch als Sommer- und Wintereier unterschieden. Letztere heissen auch Dauereier, da sie nach der Befruchtung eine längere Ruheperiode durchmachen müssen, während die Sommereier immer sofort wieder in den Entwicklungsprocess eintreten (Subitaneier).

Eine Beziehung zu äusseren Bedingungen ist bei der Entwicklung der parthenogenetischen Sommereier und der befruchtungsbedürftigen Wintereier unverkennbar. Bei den Aphiden begünstigt reichliche Ernährung die Bildung von Sommereiern, während Nahrungsbeschränkung die Erzeugung befruchtungsbedürftiger Eier veranlasst. Auch bei den Daphnoiden bestehen augenscheinlich Beziehungen zu den äussern Lebensbedingungen, wenn auch die einzelnen Factoren sich experimentell weniger leicht feststellen lassen. Es geht dies schon daraus hervor, dass bei den einzelnen Arten der Daphnoiden, je nach den Lebensbedingungen, unter denen sie sich befinden, der Generationscyclus ein verschiedenes Aussehen gewinnt.

Bewohner kleiner Pfützen, die leicht austrocknen, bringen nur eine oder wenige Generationen von Weibchen hervor, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, dann werden schon befruchtungsbedürftige Eier erzeugt, so dass im Laufe eines Jahres mehrere Zeugungskreise (bestehend aus Jungfernweibchen und Geschlechtsthieren) aufeinander folgen. See- und Meerbewohner dagegen erzeugen eine lange Reihe von Jungfernweibchen, ehe es gegen Ende der warmen Jahreszeit zur Ablage von befruchtungsbedürftigen Dauereiern kommt. Ein Zeugungskreis füllt daher hier ein ganzes Jahr aus. (Polycyklische und monocyklische Arten von Weismann.)

Weismann (VII. 39), der den Gegenstand einer sehr eingehenden Prüfung unterworfen hat, bemerkt, „dass ein- und zweigeschlechtliche Generationen in verschiedener Weise bei den Daphnoiden miteinander abwechseln und dass der Modus ihres Wechselns in auffallender Beziehung zu den äusseren Lebensverhältnissen steht. Je nachdem Vernichtungsursachen (Kälte, Austrocknen u. s. w.) mehrmals im Jahre oder nur einmal oder gar nicht die Colonien einer Art heimsuchen, finden wir Daphnoiden mit mehrfachem Cyclus innerhalb eines Jahres oder mit einem Cyclus oder schliesslich sogar Arten, welche gar keinen Generationscyclus mehr erkennen lassen, und wir können danach polycyklische, monocyklische und acyklische Arten unterscheiden".

Bei manchen Arten, die häufig wechselnden Bedingungen ausgesetzt sind, beobachtet man, dass von den im Eierstock sich entwickelnden Eiern einige sich zu Sommereiern ausbilden, während andere den Ansatz machen, zu Wintereiern zu werden. Es findet nach einem Ausspruch von Weismann im Körper der Weibchen „gewissermaassen ein Kampf statt zwischen der Tendenz zur Bildung von Dauereiern und derjenigen zur Bildung von Sommereiern."

So kann man namentlich bei Daphnia pulex zwischen mehreren Sommereiern öfters die Anlage eines Dauereies im Ovarium erkennen, welche einige Tage wächst, sogar beginnt, den feinkörnigen, charakteristischen Dotter in sich abzulagern, dann aber in der Entwicklung stille steht, um sich sodann allmählich aufzulösen und vollständig zu verschwinden. Wenn Wintereier entwickelt worden sind, dieselben aber in Folge der Abwesenheit von Männchen nicht befruchtet werden können, so zerfallen sie nach einiger Zeit, und es kommt jetzt wieder zur Entstehung von Sommereiern.

Wie erklärt es sich nun, dass von Eiern, die in demselben Keimstock nacheinander entstehen, die einen der Befruchtung bedürfen, die anderen nicht? Weismann (VII. 40), Blochmann (VII. 44), Platner (VII. 47) und Andere haben die sehr interessante Entdeckung gemacht, dass in der Bildung der Polzellen (siehe darüber Seite 189) ein wichtiger und ziemlich durchgreifender Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern besteht. Während nämlich bei letzteren zwei Polzellen wie gewöhnlich abgeschnürt werden, unterbleibt bei ersteren die Entwicklung der zweiten Polzelle und in Folge dessen auch die mit diesem Vorgang sonst verbundene Reduction der Kernsubstanz. Der Eikern des Sommereies der Daphnoiden z. B. besitzt daher auch ohne Befruchtung die ganze Nucleinmasse eines Normalkerns.

Es ist aber leicht einzusehen, dass durch dies interessante Verhalten das Wesen der Parthenogenese selbst in keiner Weise erklärt wird. Denn das Sommerei hat ja die Neigung, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, schon ehe es zur Bildung der Polzellen schreitet, wie aus der

geringen Ansammlung des Dotters, der abweichenden Beschaffenheit der Hüllen etc. hervorgeht. Das Ei wird nicht dadurch parthenogenetisch, weil es die zweite Polzelle nicht bildet, sondern weil es schon für parthenogenetische Entwicklung bestimmt ist, bildet es die zweite Polzelle nicht; es bildet sie nicht, weil unter diesen Verhältnissen eine Reduction der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr hat.

Auf dem Gebiet der Parthenogenese sind noch manche eigenthümliche Erscheinungen beobachtet worden, deren genaueres Studium wahrscheinlich zur Klärung dieser und jener Frage noch Manches beitragen wird. Eine solche Erscheinung, deren Tragweite zur Zeit noch nicht übersehen werden kann, ist die Thatsache, dass der Vorbereitungsprocess für die Befruchtung sogar dann, wenn er schon weiter als bis zur Bildung der ersten Polzelle geschritten ist, wieder rückgängig gemacht werden kann.

Bei manchen Thieren machen die Eier, wenn sie nicht zu normaler Zeit befruchtet werden, gewissermaassen noch einen Ansatz zu einer parthenogenetischen Entwicklung. Von den Eiern mancher Würmer, einzelner Arthropoden, Echinodermen, ja selbst Wirbelthiere (Vögel) werden Angaben gemacht, dass sie auch bei Abwesenheit von männlichem Samen sich zu furchen, eventuell selbst Keimblätter zu bilden beginnen, dann aber in ihrer Entwicklung still stehen bleiben und absterben. Abnorme, äussere Verhältnisse scheinen das Zustandekommen solcher Parthenogenese in einzelnen Fällen zu begünstigen, wie z. B. bei Asteracanthion. In derartigen Fällen ist nun von Boveri bei Nematoden und bei Pterotrachea, von mir bei Asteracanthion folgender bemerkenswerther Vorgang bei der Entstehung der Polzellen beobachtet worden.

Nach der Abschnürung der ersten Polzelle ergänzt sich die im Ei zurückgebliebene Spindelhälfte wieder zu einer Vollspindel, als ob jetzt noch die zweite Polzelle abgeschnürt werden soll. Trotzdem unterbleibt ihre Bildung; denn aus der zweiten Spindel gehen durch Theilung nur zwei Kerne hervor, die im Ei selbst bleiben. Hier verschmelzen sie nach einiger Zeit, indem sie sich nach der Mitte des Dotters hin bewegen, nachträglich wieder miteinander und liefern so gewissermaassen durch eine Selbstbefruchtung wieder einen Kern, durch welchen die bald nachfolgenden, parthenogenetischen Processe eingeleitet werden. Es wird hier also die zweite Theilung, welche die Reduction der Kernmasse und eine nachfolgende Befruchtung zum Zweck hat, wieder rückgängig gemacht. Dass hierdurch kein ausreichender Ersatz für den Ausfall der Befruchtung geschaffen ist, lehrt der weitere Verlauf des in Scene gesetzten, parthenogenetischen Entwicklungsprocesses, nämlich das mehr oder minder früh erfolgende Absterben des Keimes.

Aus dem Umstand, dass bei parthenogenetischer Entwicklung die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt oder wieder rückgängig gemacht wird, könnte man den Schluss ziehen, dass eine Entwicklung in allen Fällen unmöglich gemacht sei, wo sich schon die Reduction der Kernmasse auf die Hälfte des Normalmaasses vollzogen habe und dass sie dann nur durch Befruchtung wieder hervorgerufen werden könne.

Zur Zeit kann auch dieser Schluss, der vielleicht etwas Wahres in sich schliesst, nicht als ein allgemein gültiger bezeichnet werden. Denn von Platner (VII. 47), Blochmann (VII. 46) und Henking (VII. 17) werden Beobachtungen mitgetheilt, dass Eier von gewissen Arthropoden (Liparis

dispar, Bienen), trotzdem sie wie befruchtungsbedürftige Eier zwei Polzellen geliefert haben, sich doch auf parthenogenetischem Wege zu normalen Thieren entwickeln. Allerdings ist in diesen Fällen eine genauere Feststellung des Sachverhalts mit Rücksicht auf die Zahl der Kernsegmente noch wünschenswerth.

Principiell muss jedenfalls die Möglichkeit zugegeben werden, dass Eier, die nach Bildung zweier Polzellen reducirte Kerne enthalten, sich doch noch parthenogenetisch weiter entwickeln können. Denn an Nucleïnmasse reducirte Kerne haben keineswegs ihr Theilvermögen verloren, wie man leicht glauben könnte. Besonders schlagend beweist dies ein von Richard Hertwig und mir (VI. 38, 32) an den Eiern der Seeigel ausgeführtes Experiment.

Man kann durch kräftiges Schütteln die Eier von Seeigeln in kleine, kernlose Stücke zerlegen, die sich abrunden und während längerer Zeit noch Lebensfähigkeit aufweisen. Die Stücke lassen sich durch Samen befruchten. Hierbei konnte regelmässig festgestellt werden, dass der Samenkern oder, was noch häufiger der Fall war, die in Mehrzahl eingedrungenen Samenkerne sich zu kleinen, typisch gebauten Kernspindeln mit zwei Strahlungen an ihren Polen umwandelten. Indem hierauf der Samenkern sich in Tochterkerne theilte, die sich ihrerseits wieder durch indirecte Theilung vermehrten, zerfiel das Eifragment in einen Haufen von vielen, kleinen Embryonalzellen. Boveri (VIII. 2) hat diese Entdeckung noch weiter verfolgt und ist zu dem wichtigen Ergebniss gelangt, dass sich aus einem grösseren, kernlosen, einfach befruchteten Eifragment sogar eine normale, nur entsprechend kleinere Larve züchten lässt.

b) Die Apogamie.

An die Parthenogenese lassen sich noch die ihr sehr nahe stehenden Erscheinungen anschliessen, welche de Bary (VII. 2) unter dem Namen Apogamie zusammengefasst hat.

Apogamie wurde bei einigen Farnkräutern beobachtet. Bei denselben findet bekanntlich eine Entwicklung mit Generationswechsel statt. Aus vegetativen Fortpflanzungszellen, den Sporen, keimen kleinste Pflänzchen, die Prothallien, hervor, die bestimmt sind, männliche und weibliche Geschlechtsorgane und aus letzteren Eier zu bilden. Wenn die Eier befruchtet werden, liefern sie wieder auf vegetativem Wege ein sich fortpflanzendes Farnkraut.

Bei Pteris cretica und Asplenium filix femina cristatum und falcatum ist nun der sonst so constante Generationswechsel durchbrochen. Entweder erzeugen die Prothallien dieser drei Arten überhaupt keine Geschlechtsorgane oder nur solche, die nicht mehr in Function treten, also rudimentär geworden sind; dagegen entsteht aus jedem Prothallium durch vegetative Sprossung ein neues Farnkraut.

Da es sich bei den drei Farnarten um Culturpflanzen handelt, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Entwicklung befruchtungsbedürftiger Zellen durch die überreiche Ernährung unterdrückt und die vegetative Vermehrung begünstigt worden ist.

2) Die sexuelle Affinität.

Unter sexueller Affinität verstehe ich Wechselwirkungen, welche befruchtungsbedürftige Zellen verwandter Art aufeinander ausüben in der

Weise, dass sie in bestimmte Nähe zu einander gebracht, sich anziehen, sich verbinden und in eins verschmelzen, wie zwei chemische Körper, zwischen denen nicht gesättigte, chemische Affinitäten bestehen. Wenn beide Geschlechtszellen beweglich sind, so stürzen beide aufeinander zu; wenn die eine Zelle als Ei unbeweglich geworden ist, so wird die wechselseitige Anziehung sich in der Bewegungsrichtung des Samenfadens besonders bemerkbar machen. Aber auch nach der Verschmelzung der beiden Zellen wirkt die sexuelle Affinität noch weiter und äussert sich in der Anziehung, welche Ei- und Samenkern, mit ihren Centralkörperchen auf einander ausüben und zu den früher beschriebenen Aneinanderlagerungen und Verschmelzungen führen.

Es bleibt nun zweierlei in diesem Abschnitt an Beispielen zu beweisen, erstens, dass zwischen befruchtungsbedürftigen Zellen überhaupt Wechselwirkungen bestehen, welche mit dem Namen sexuelle Affinität bezeichnet werden können, und zweitens, dass diese Affinität nur zwischen Zellen bestimmter Art in Wirksamkeit tritt, woran sich die Frage schliesst, welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sein müssen.

a) Die sexuelle Affinität im Allgemeinen.

Dass Geschlechtszellen auf eine gewisse Entfernung hin eine deutlich nachweisbare, eigenartige Einwirkung aufeinander ausüben, geht aus zahlreichen Mittheilungen zuverlässiger Beobachter hervor. Ich beschränke mich auf einige besonders lehrreiche Fälle, welche von Falkenberg, de Bary, Engelmann, Juranyi, Fol beschrieben worden sind.

Falkenberg (VII. 10) hat den Befruchtungsvorgang an einer niederen Algengattung Cutleria verfolgt. Zu empfängnissfähigen, zur Ruhe gekommenen Eiern von Cutleria adspersa setzte er lebhaft schwärmende Samenfäden von der nahe verwandten und äusserlich nur durch geringe Differenzen unterscheidbaren Cutleria multifida hinzu. „In solchen Fällen sah man die Spermatozoïden unter dem Mikroskop ziellos umherirren und endlich absterben, ohne an den Eiern der verwandten Algenspecies den Befruchtungsakt vollzogen zu haben. Freilich blieben einzelne Spermatozoïden, welche zufällig auf die ruhenden Eier stiessen, momentan an diesen hängen, aber nur um sich eben so schnell wieder von ihnen loszureissen. Ganz anders aber wurde das Bild unter dem Mikroskop, sobald man auf derartigen Präparaten den Spermatozoïden auch nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei der gleichen Species hinzusetzte. Wenige Augenblicke genügten, um sämmtliche Spermatozoïden von allen Seiten her um dies eine Ei zu versammeln, selbst wenn dasselbe mehrere Centimeter von der Hauptmasse der Spermatozoïden entfernt lag.“ Dabei überwanden sie selbst die Kraft, welche sie sonst dem einfallenden Licht entgegenführt und wurden befähigt, die dem Lichteinfall entgegengesetzte Richtung einzuschlagen.

Falkenberg zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss, dass die Anziehungskraft zwischen den Eiern und Spermatozoïden von Cutleria sich auf verhältnissmässig bedeutende Distanzen geltend macht und in ihnen selbst ihren Sitz haben muss, dass auf der anderen Seite aber diese Anziehungskraft nur zwischen den Geschlechtszellen derselben Species existirt.

Bei Untersuchung der geschlechtlichen Fortpflanzung von Peronosporeen hat de Bary (VII. 2b) beobachtet, dass in durcheinander gewachsenen Thallusfäden sich zunächst die Oogonien anlegen. Etwas später

entstehen die Antheridien, aber stets nur in unmittelbarer Nachbarschaft der Eizelle und zwar sehr häufig aus Thallusfäden, die mit dem Faden, aus dem das Oogonium abstammt, selbst keinen Zusammenhang haben. De Bary schliesst hieraus, dass vom Oogonium auf eine geringe Distanz eine Wirkung ausgehen müsse, durch welche der Thallusfaden zur Bildung eines Antheridiums veranlasst werden müsse. Besonders aber erblickt er eine Fernwirkung darin, dass der das Antheridium liefernde Schlauch bei seiner Annäherung an das Oogonium von seiner Wachsthumsrichtung abgelenkt wird, sich mit seinem Ende ihm zuneigt und sich ihm dann dicht anlegt. De Bary schätzt die Distanz, in welcher das Oogonium ablenkend wirkt, auf ungefähr die Grösse des Oogoniumdurchmessers und bemerkt dazu: „Die beschriebene Ablenkung der Nebenäste lässt sich auf keine andere als in den besonderen Eigenschaften des Oogoniums selbst gelegene Ursache zurückführen".

Nicht minder interessant und bemerkenswerth sind die Angaben, die Engelmann (VII. 9) über die Conjugation von Vorticella mikrostoma gemacht hat. Bei dieser Art bilden sich durch Knospung (siehe Seite 183) kleine, männliche Schwärmzellen, die dann wie Samenfäden die grossen weiblichen Individuen befruchten (Seite 217). In vier Versuchen glückte es Engelmann, die Knospe nach ihrer Abtrennung von der Mutterzelle zu verfolgen, bis sie sich mit einem anderen Individuum verbunden hatte.

„Anfangs schwärmte die Knospe", so lautet die Darstellung von Engelmann, „mit ziemlich constanter Geschwindigkeit (etwa 0,6—1 mm in der Secunde) und immer um ihre Längsaxe rotirend, meist in ziemlich gerader Richtung durch den Tropfen. Dies dauerte 5—10 Minuten oder noch länger, ohne dass etwas Besonderes geschehen wäre. Dann änderte sich plötzlich die Scene. Zufällig in die Nähe einer festsitzenden Vorticelle gerathen, änderte die Knospe, zuweilen wie mit einem Ruck, ihre Richtung und nahte nun, tanzend wie ein Schmetterling, der um eine Blume spielt, der Vorticelle, glitt wie tastend und dabei immer um die eigene Längsaxe rotirend auf ihr hin und her. Nachdem dies Spiel minutenlang gedauert hatte, auch wohl nacheinander bei verschiedenen festsitzenden Individuen wiederholt worden war, setzte sich die Knospe endlich fest, und zwar meist am aboralen Ende, nahe dem Stiel. Nach wenigen Minuten war die Verschmelzung schon merkbar im Gange."

„Ein in physiologischer und speciell psychophysiologischer Beziehung noch merkwürdigeres Schauspiel," bemerkt Engelmann im Anschluss an die oben gegebene Schilderung, „beobachtete ich ein anderes Mal. Eine frei schwärmende Knospe kreuzte die Bahn einer mit grosser Geschwindigkeit durch den Tropfen jagenden, grossen Vorticelle, die auf die gewöhnliche Weise ihren Stiel verlassen hatte. Im Augenblicke der Begegnung — Berührung fand inzwischen durchaus nicht statt — änderte die Knospe plötzlich ihre Richtung und folgte der Vorticelle mit sehr grosser Geschwindigkeit. Es entwickelte sich eine förmliche Jagd, die etwa 5 Secunden dauerte. Die Knospe blieb während dieser Zeit nur etwa $^1/_{15}$ mm hinter der Vorticelle, holte sie jedoch nicht ein, sondern verlor sie, als dieselbe eine plötzliche Seitenschwenkung machte. Hierauf setzte die Knospe mit der anfänglichen, geringeren Geschwindigkeit ihren eigenen Weg fort."

Eine Einwirkung auf Distanz ist auch bei den Thieren durch Fol (VI 19a) und zwar an Seesterneiern beobachtet worden. Dieselben sind von einer dünnen Gallerthülle umgeben. Sowie neue Samenfäden derselben Art sich der Oberfläche der Gallerte nähern, übt der am weitesten

vorgedrungene eine deutlich wahrnehmbare Einwirkung auf den Dotter aus (Fig. 160). Die hyaline Rindenschicht desselben erhebt sich als ein kleiner Fortsatz und streckt sich als Empfängnisshügel (cône d'attraction) dem Samenfaden entgegen. Bald ist er zart und in Form einer Nadel oder einer Zunge ausgezogen, bald ist er breit und kurz. Wenn die Berührung mit dem Samenfaden hergestellt ist, wird der Empfängnisshügel eingezogen.

Fol hält die Beobachtung für ganz sicher und bemerkt zu ihr: „Wenn die Thatsache selbst, dass der Samenfaden auf den Dotter, von welchem er noch durch einen relativ beträchtlichen Zwischenraum getrennt ist, eine Wirkung ausübt, unbestritten ist, so ist doch der Mechanismus dieser Fernwirkung (Action à distance) nichts weniger als klar."

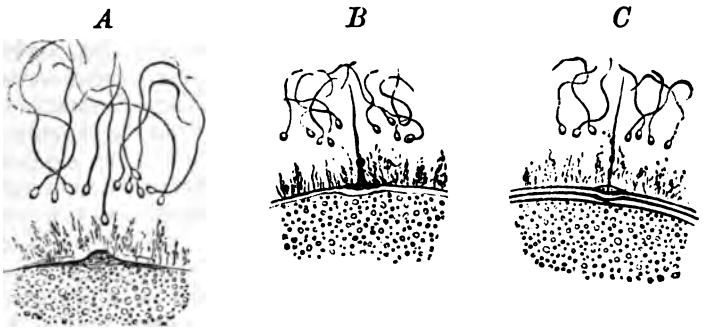


Fig. 160. ***A, B, C*** **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis nach** Fol.

Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung ausgebildet.

Ich beschränke mich auf die angeführten Beobachtungen, deren Zahl sich leicht vermehren liesse, und füge noch folgende Worte des Botanikers Sachs (II. 33) hinzu:

„Zu den überraschendsten Thatsachen im Bereich der Befruchtungsvorgänge gehört die Fernwirkung oder gegenseitige Anziehung der beiden Sexualzellen aufeinander. Ich wähle diesen Ausdruck für die näher zu beschreibenden Thatsachen, weil er kurz ist und den Sachverhalt wenigstens bildlich klar bezeichnet; mit den Worten Fernwirkung und Anziehung soll aber zunächst nicht gerade der in der Physik damit verbundene Sinn verstanden sein." „In den zahlreichen Beschreibungen, welche die Beobachter von dem Verhalten der Samenfäden in der Nähe der Eizelle, der schwärmenden Gameten und der Antheridien in der Nachbarschaft der Oogonien geben, begegnet man ausnahmslos den bestimmtesten Ausdrücken dafür, dass irgend eine gewisse Einwirkung der Sexualzellen auf eine gewisse Entfernung hin sich geltend macht und zwar immer in dem Sinne, dass dadurch die Vereinigung beider herbeigeführt oder begünstigt wird. Dieser Vorgang ist um so merkwürdiger, als unmittelbar nach stattgehabter Befruchtung diese gegenseitige Anziehung verschwunden ist."

Man wird sich naturgemäss die Frage vorlegen, welcher Art Kräfte denn bei den geschilderten Erscheinungen zur Erklärung dienen können.

Pfeffer hat auf Grund der früher besprochenen Experimente (Seite 97) die Ansicht ausgesprochen, dass bei den von ihm geprüften Objecten die Samenfäden durch chemische Substanzen, welche die Eizelle ausscheidet, zu dieser hingelockt werden. Man muss sich hüten, diesen Beobachtungen eine zu weittragende Bedeutung beizulegen, was der Fall sein würde, wenn man mit ihnen die Vereinigung zweier Geschlechtszellen glaubte erklären zu können. Nach meiner Ansicht können die chemischen Substanzen, welche von den Eizellen ausgeschieden werden, nur untergeordnete Hülfsmittel bei der Befruchtung sein, welche etwa eine ähnliche Rolle spielen, wie die Schleim- und Gallerthüllen mancher Eier, durch welche die Samenfäden festgehalten werden. Dagegen können sie zur Erklärung der unmittelbaren Vereinigung der Geschlechtszellen selbst, also zur Erklärung des eigentlichen Befruchtungsvorgangs, nichts beitragen. Es geht dies schon aus einer einfachen Erwägung hervor. Nach den Untersuchungen von Pfeffer wird Aepfelsäure von den Archegonien der verschiedensten Farne ausgeschieden. Trotzdem verschmelzen nur die Samenfäden derselben Art mit der Eizelle, während Samenfäden einer andern Art gewöhnlich die Befruchtung nicht ausführen können. Hier liegen demnach Beziehungen der Geschlechtsproducte zu einander vor, welche sich nicht durch Reizwirkung ausgeschiedener, chemischer Stoffe erklären lassen. Dasselbe gilt von der Vereinigung schwärmender Gameten, von der Bildung des Empfängnisshügels thierischer Eier, von dem Entgegenwandern des Ei- und Samenkerns.

Nägeli (IX. 20) spricht die Vermuthung aus, dass der geschlechtlichen Anziehung elektrische Kräfte zu Grunde liegen möchten, was mir schon eine weiter reichende Erklärung zu sein scheint. So lange aber ein Beweis dafür nicht erbracht ist, wird es richtiger sein, die geschlechtlichen Erscheinungen allgemein auf die Wechselwirkungen zweier etwas verschiedenartig organisirter Protoplasmakörper zurückzuführen und diese Wechselwirkungen als sexuelle Affinität zu bezeichnen. Wir müssen uns noch mit einem solchen allgemeinen Ausdruck bescheiden, da wir die in Wirkung tretenden Kräfte nicht genauer analysiren können. Vermuthlich handelt es sich hier nicht um eine einfache, sondern um eine sehr zusammengesetzte Erscheinung.

Es wird uns dies noch klarer werden, wenn wir jetzt den zweiten Punkt untersuchen: Welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sind, wenn zwischen ihnen eine sexuelle Affinität besteht.

b) Die sexuelle Affinität im Einzelnen und die verschiedenen Abstufungen derselben.

Die Möglichkeit und der Erfolg einer Befruchtung wird wesentlich mit bestimmt von dem Verwandtschaftsgrad, in welchem die Geschlechtszellen zu einander stehen. Da aber der Verwandtschaftsgrad auch der Ausdruck für eine grössere oder geringere Aehnlichkeit in ihrer Organisation ist, so würden damit Unterschiede in der Organisation das Ausschlaggebende sein.

Die Verwandtschaftsgrade zwischen zwei Zellen können ausserordentlich abgestufte sein. Die Verwandtschaft ist am engsten, wenn die beiden für Befruchtung bestimmten Zellen unmittelbar von ein und derselben Mutterzelle abstammen; sie wird eine entferntere, wenn aus der Mutterzelle viele Zellgenerationen hervorgegangen sind, von deren Endproducten

erst Geschlechtszellen erzeugt werden. Auch hier sind wieder Unterfälle näherer und entfernterer Verwandtschaft möglich. Wenn wir als Beispiel eine höhere Blüthenpflanze wählen, so können die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von ein und demselben Geschlechtsapparat, also von einer Blüthe, oder aber von verschiedenen Blüthen desselben Sprosses oder endlich verschiedener Sprosse abstammen, womit drei verschiedene Verwandtschaftsgrade gegeben sind. Bei zwitterigen Thieren können sie ein und demselben Individuum angehören, bei Thierstöcken entweder demselben Individuum oder verschiedenen Individuen desselben Stockes.

Noch mehr erweitert sich der Grad der Verwandtschaft, wenn die Geschlechtsproducte von zwei verschiedenen Individuen ein und derselben Art abstammen. Auch in diesem Falle ergeben sich wieder viele Verwandtschaftsgrade, je nachdem die beiden zeugenden Individuen Abkömmlinge eines gemeinsamen Elternpaares sind oder in entfernterer, noch nachweisbarer oder überhaupt in keiner mehr erkennbaren Blutsverwandtschaft zu einander stehen. Daran schliessen sich die Vermischungen der Geschlechtsproducte zweier Eltern, die sich in ihrer Organisation so weit voneinander unterscheiden, dass sie entweder als Varietäten und Raçen einer Art oder als Angehörige verschiedener Arten oder gar verschiedener Gattungen vom Systematiker bezeichnet werden.

Die zahllosen Möglichkeiten, welche uns die eben aufgestellte Reihe darbietet, ordnet man gewöhnlich in drei Gruppen zusammen, indem man 1) von Selbstbefruchtung und Inzucht, 2) von Normalbefruchtung und 3) von Bastardbefruchtung redet. Meist ist aber viel Willkür mit der Art und Weise verbunden, wie man die einzelnen Fälle unter die drei Gruppen unterordnet. Denn es fehlt an einem Maass, nach welchem man in einer für das ganze Organismenreich gültigen Weise das Verwandtschaftsverhältniss der Geschlechtszellen bestimmen könnte.

Ein Ueberblick über das Thatsachenmaterial wird uns lehren, dass sowohl zu nahe als auch zu enge Verwandtschaft der Fortpflanzungszellen — wobei ich den Ausdruck Verwandtschaft im weitesten Sinne fasse — die geschlechtliche Affinität entweder beeinträchtigt oder ganz aufhebt. Daher bewegt sich im Allgemeinen die Möglichkeit der Befruchtung auf einem mittleren Gebiet, welches für einzelne Arten bald weiter bald enger ist.

Auch hier wird sich zeigen, dass äussere Einwirkungen die geschlechtliche Affinität umzustimmen im Stande sind. Wir besprechen zuerst die Selbstbefruchtung, dann die Bastardbefruchtung, zuletzt die Beeinflussung derselben durch äussere Eingriffe.

α) Die Selbstbefruchtung.

Die Selbstbefruchtung liefert uns sehr verschiedenartige Ergebnisse.

In manchen Fällen besteht keine geschlechtliche Affinität zwischen befruchtungsbedürftigen Zellen, die in einem nahen Verwandtschaftsverhältniss zu einander stehen, sei es, dass sie in directer oder entfernterer Weise von einer gemeinsamen Mutterzelle oder von einem und demselben höher differenzirten, vielzelligen Mutterorganismus erzeugt worden sind. Niedere Algen, Infusorien, phanerogame Pflanzen, zwitterige Thiere liefern uns hierfür eine Anzahl Belege.

Bei Acetabularia findet die geschlechtliche Fortpflanzung in der Weise

statt, dass Schwärmsporen in grösserer Anzahl aus dem Inhalt von Dauersporen erzeugt werden. Eine Copulation zwischen zwei Schwärmern tritt aber nur dann ein, wenn sie, wie Strasburger und de Bary berichtet haben, von zwei verschiedenen Dauersporen abstammen, während die aus einer und derselben Dauerspore erzeugten einander ausweichen.

„Ich sah um die Mittagstunde," berichtet Strasburger (VII. 38), „zwei benachbarte, durchaus nicht voneinander unterscheidbare Sporen sich unter meinen Augen öffnen und die Schwärmer beider in gerader Richtung dem Fensterrande des Tropfens zueilen. Hier bot sich alsbald ein von dem gewöhnlichen durchaus verschiedener Anblick dar. Während ich nämlich sonst die Schwärmer einer und derselben Spore in gleichmässiger Vertheilung sich sichtlich ausweichen sah, bildeten sich jetzt alsbald Copulationsknoten, wenn ich so sagen darf, nämlich haufenweise Ansammlungen, in welche sich die einzelnen Schwärmer gleichsam hineinstürzten. Solchen Copulationscentren sieht man nun immer neue Paare vereinter Schwärmer enteilen."

Bei seinen Infusorienstudien hat Maupas (VII. 30) durch mehrere hundert Experimente für vier verschiedene Arten (Leucophrys, Onychodromus, Stylonichia, Loxophyllum) festgestellt, dass auch in der Zeit der Befruchtungsbedürftigkeit Copulationen nur stattfinden, wenn Individuen verschiedener Generationscyklen zusammengebracht werden.

„In zahlreichen Präparaten nahe verwandter und nicht gemischter Individuen," bemerkt Maupas, „endete das Fasten, welchem ich sie unterwarf, entweder mit Encystirung oder mit dem Tod durch Hunger. Nur zu einer Zeit, wo schon senile Degeneration in den Culturen um sich zu greifen begonnen hatte, sah ich Conjugationen nahe verwandter Individuen in Versuchspräparaten eintreten. Aber alle Conjugationen der Art endeten mit dem Untergang der gepaarten Infusorien, welche nach ihrer Vereinigung nicht im Stande waren, ihre Entwicklung fortzusetzen und sich zu reorganisiren. Derartige Paarungen sind daher pathologische Phänomene, hervorgerufen durch senile Degeneration."

Maupas glaubt daher auch für die Infusorien eine gekreuzte Befruchtung zwischen Individuen verschiedenen Ursprungs annehmen zu müssen.

Auch bei phanerogamen Pflanzen ist für einzelne Fälle die Wirkungslosigkeit der Selbstbefruchtung nachgewiesen worden. So berichtet Hildebrandt (VII. 24 Seite 66) von Corydalis cava:

„Wenn die Blüthen dieser Pflanze, bei welchen die geöffneten Antheren der Narben eng anliegen, vor Insektenbefruchtung ganz geschützt werden, bildet sich aus ihnen niemals eine Frucht; dass hier nicht etwa der Umstand an der Fruchtlosigkeit Schuld ist, dass vielleicht doch der Pollen nicht an die empfängliche Stelle der Narbe komme, geht daraus hervor, dass auch solche Blüthen, deren Narben rings mit dem Pollen der umgebenden Antheren bewischt wurden, dennoch keine Frucht ansetzten. Zu einer vollständigen Fruchtbildung kommen die Blüthen nur dann, wenn man den Pollen von den Blüthen der einen Pflanze auf die Narbe der Blüthen einer anderen bringt; zwar entstehen auch Früchte, wenn die Blüthen einer und derselben Traube miteinander gekreuzt werden, aber diese enthalten bedeutend weniger Samen und kommen nicht immer zur vollständigen Ausbildung".

Ebenso ist die Erfolglosigkeit der Selbstbefruchtung noch für einige

andere Pflanzen, einzelne Arten von Orchideen, Malvaceen, Reseda, Lobelia, Verbascum beobachtet worden.

Ueber das Verhalten bei zwitterigen Thieren liegen leider noch keine ausgedehnteren Versuche vor. Dieselben würden auch mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden sein. Sollten sich nicht hier gleichfalls Fälle finden lassen, in denen zwischen Eiern und Samenfäden desselben Individuums, wenn sie künstlich zusammengebracht werden, keine Befruchtung erfolgt? Bei den Schnecken z. B. muss dies der Fall sein.

Den angeführten Beispielen stehen andere gegenüber, die zeigen, dass zwischen sehr nahe verwandten Geschlechtszellen sowohl volle sexuelle Affinität besteht, als auch normale Entwicklung bei Selbstbefruchtung eintritt.

So können bei einzelnen Conjugaten (Rhynchonema) Schwesterzellen miteinander copuliren oder Zellen, welche wie bei Spirogyra, ein und demselben Faden angehören. (Siehe Seite 227.)

Bei manchen Phanerogamen lassen sich die Eizellen mit dem Pollen derselben Blüthe nicht nur befruchten, sondern liefern auch kräftige Pflanzen, und zwar lässt sich diese Inzucht viele Generationen hindurch mit gleich günstigem Erfolg fortsetzen.

Zwischen beiden Extremen, dem Mangel jeder sexuellen Affinität und dem vollen Bestand einer solchen bei nahe verwandten Geschlechtszellen kommen Abstufungen vor.

Von den zahlreichen, in einem Fruchtknoten eingeschlossenen Eizellen entwickeln sich bei künstlich vorgenommener Selbstbefruchtung mit dem Pollen derselben Blüthe nur einzelne und werden zu reifen Samenkörnern. Es lässt sich hieraus schliessen, dass sich die einzelnen Eizellen in ihren Affinitäten etwas verschieden verhalten, dass einige sich befruchten lassen mit dem eigenen Pollen, andere nicht, Differenzen, die uns in ähnlicher Weise auch bei der Bastardbefruchtung wieder begegnen werden.

Endlich scheint auch der Fall eintreten zu können, dass zunächst zwar die Eizellen befruchtet werden, auch sich zu entwickeln beginnen, dann aber frühzeitig absterben. Hierauf möchte ich die Erscheinung zurückführen, dass manche Blüthen, bei denen man die Selbstbefruchtung künstlich auszuführen sucht, rascher verwelken, als wenn der Versuch nicht gemacht wird, und dass dabei die Blüthen gewisser Orchideen schwarz und nekrotisch werden. Wahrscheinlich ist dies eine Folge vom frühzeitigen Absterben und Zerfall der in Entwicklung begriffenen Embryonen (Darwin VII. 8).

Die aus Selbstbefruchtung erzielten Samen liefern häufig nur schwächliche Pflanzen, die in ihrer Constitution irgend einen Nachtheil zeigen; auch sind die Samenkörner selbst häufig unvollkommen entwickelt.

Aus den Thatsachen, dass bei vielen Organismen sich nahe verwandte Geschlechtszellen überhaupt nicht verbinden, dass bei anderen, wenn Befruchtung zu Stande kommt, der Embryo bald in seiner Entwicklung gehemmt wird und abstirbt, dass endlich häufig, auch wenn die Entwicklung ungestört verläuft, doch die so erzeugten Organismen schwächlich ausfallen, lässt sich der allgemeine Schluss ziehen, dass Selbstbefruchtung im Grossen und Ganzen ungünstig wirkt. Wenn in einzelnen Fällen eine ungünstige Wirkung nicht zu verspüren ist, so wird durch solche Ausnahmen die Richtigkeit dieses Satzes ebenso wenig aufgehoben, als aus dem Vorkommen von Parthenogenese sich ein Einwand gegen die Ansicht, dass ein grosser Vortheil mit der Befruchtung verbunden sein muss, erheben lässt.

Dass der Selbstbefruchtung irgend etwas Schädliches anhaften muss, lässt sich indirect auch aus einem Ueberblick über das Organismenreich erschliessen, welches uns, um mit Darwin (VII. 8) zu reden, in eindringlicher Weise lehrt, dass die Natur beständige Selbstbefruchtung verabscheut. Denn überall sehen wir oft ausserordentlich complicirte Einrichtungen getroffen, um Selbstbefruchtung in dieser oder jener Weise zu verhüten.

Solche Einrichtungen sind: 1) die Vertheilung der Geschlechter auf zwei verschiedene Individuen, so dass das eine nur weibliche, das andere nur männliche Geschlechtszellen zu erzeugen im Stande ist, 2) die wechselseitige Befruchtung zwitteriger Thiere, 3) die ungleiche Reifezeit von Eiern und Samenfäden bei Pyrosomen, manchen Mollusken etc., 4) die von Koelreuter, Sprengel, Darwin (VII. 8), Hildebrandt (VII. 24), H. Müller (VII. 49) u. A. entdeckten Eigenthümlichkeiten in der Organisation der Zwitterblüthen der Phanerogamen, die Dichogamie, Heterostylie, die vermittelnde Rolle der Insekten, welche den Pollen von einer Blüthe auf die andere übertragen und dadurch Kreuzung hervorrufen. Namentlich bei den Blüthenpflanzen sind zur Verhütung von Selbstbefruchtung die Vorkehrungen so vielseitige und springen oft so deutlich in die Augen, dass schon Sprengel in seinem grundlegenden Buch: „Das entdeckte Geheimniss der Natur, die Befruchtung der Blumen durch Insekten" sagen konnte: „Die Natur scheint es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Zwitterblume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde."

β) Die Bastardbefruchtung.

Das Gegenstück zur Selbstbefruchtung und zur Inzucht bildet die Bastardzeugung. Darunter versteht man die Verbindung der Geschlechtsproducte von Individuen, die in ihrer Organisation solche Verschiedenheiten zeigen, dass sie vom Systematiker zu verschiedenen Varietäten und Raçen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden.

Im Allgemeinen ist der Grundsatz festzuhalten, dass die Geschlechtsproducte von Individuen, die im System sehr weit auseinander stehen, sich nicht miteinander verbinden lassen. Jeder wird es von vorn herein für unmöglich halten, dass sich das Ei eines Säugethieres mit dem Samen eines Fisches befruchten lasse oder das Ei eines Kirschbaums durch den Pollen einer Conifere. Je näher sich aber die verschiedenen Individuen im System stehen, sei es, dass sie nur verschiedenen Familien oder Arten angehören oder selbst nur Varietäten einer Art sind, um so unmöglicher wird es a priori das Ergebniss der Befruchtung vorauszusagen; nur das Experiment kann uns darüber Gewissheit verschaffen, und dieses lehrt uns, dass die einzelnen Arten im Thier- und Pflanzenreich sich gegen Bastardbefruchtung nicht immer gleich verhalten, dass manchmal Individuen, die sich in ihrer Form bis auf geringfügige Merkmale gleichen, sich nicht kreuzen lassen, während wieder ab und zu zwischen anderen, mehr ungleichartigen Individuen Kreuzung möglich ist.

Mit einem Wort: die geschlechtliche Affinität geht nicht immer parallel zu dem Maass der äussern Aehnlichkeit, welche zwischen einzelnen Pflanzen und einzelnen Thieren wahrgenommen wird.

Bei so geringfügigen Unterschieden, wie sie zwischen Anagallis arvensis und A. coerulea bestehen, die wesentlich nur durch die Farbe

ihrer Blüthen unterschieden sind, ist eine Kreuzung zwischen beiden trotzdem ohne Erfolg. Von Apfel- und Birnbaum, von Primula officinalis und Pr. elatior hat man noch keine Bastarde erhalten, während man auf der anderen Seite zwischen Arten, die verschiedenen Gattungen angehören, wie zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azaleen etc. Kreuzungen mit Erfolg ausgeführt hat.

„In noch auffallenderer Weise," bemerkt Sachs, „wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia, var. latifolia mit var. litoralis u. A."

Im Thier- und Pflanzenreich giebt es einzelne Gattungen, deren Arten sich leichter kreuzen lassen, während Arten anderer Gattungen allen Versuchen hartnäckigen Widerstand entgegensetzen. Im Pflanzenreich geben Liliaceen, Rosaceen, Saliceen, im Thierreich die Forellen und Karpfenarten, die Finkenarten etc. leicht Bastarde. Hunderacen, die sich im Körperbau so ausserordentlich unterscheiden wie Dachs- und Jagdhund, Seidenpinscher und Bernhardshund erzeugen miteinander Mischformen.

Wie unberechenbar für uns die Factoren sind, um welche es sich bei der Bastardbefruchtung handelt, geht nicht minder klar aus der sehr häufig zu beobachtenden Erscheinung hervor, dass die Eier einer Art A sich zwar mit dem Samen einer Art B befruchten lassen, nicht aber umgekehrt die Eier von B mit dem Samen von A. In der einen Richtung besteht also geschlechtliche Affinität zwischen den Geschlechtszellen zweier Arten, in der anderen Richtung aber fehlt sie. Der Ausschlag gebende Factor scheint mir übrigens hierbei in der Organisation des Eies zu suchen zu sein, was sich aus später mitzutheilenden Experimenten schliessen lässt.

Einige Beispiele für solche einseitige Kreuzung seien hier angeführt:

Eier von Fucus vesiculosus lassen sich mit Samen von Fucus serratus befruchten, aber nicht umgekehrt. Mirabilis Jalappe giebt mit dem Pollen von Mirabilis longiflora befruchtet Samen, während die letztere Art bei entgegengesetzter Kreuzung unfruchtbar bleibt.

Aehnliches findet sich häufig im Thierreich, wo namentlich solche Arten von Interesse sind, bei denen man künstliche Befruchtung durch Vermischung der Geschlechtsproducte ausführen kann. So nahmen mein Bruder und ich (VII. 20) Kreuzungen zwischen verschiedenen Echinodermenarten vor und fanden, dass, wenn Eier von Echinus mikrotuberculatus mit Samen von Strongylocentrotus lividus vermischt werden, nach wenigen Minuten überall Befruchtung eingetreten ist, indem sich die Eihaut vom Dotter abhebt. Nach $1^1/_2$ Stunden waren alle Eier in regelmässiger Weise zweigetheilt. Am folgenden Tage hatten sich flimmernde Keimblasen, am dritten Gastrulae entwickelt, am vierten Tage hatte sich das Kalkskelet angelegt. Kreuzungen in entgegengesetzter Richtung ergaben abweichende Resultate. Als in einem Uhrschälchen zu Eiern von Strongylocentrotus lividus Samen von Echinus mikrotuberculatus zugefügt wurde, hob sich die Eihaut nur in sehr seltenen Fällen von dem Dotter ab. Fast alle Eier blieben ganz unverändert. Nach zwei Stunden war nur hie und da ein Ei zweigetheilt. Bei den ausserordentlich wenigen, sich theilenden Eiern war die Eihaut entweder nur ein wenig abgehoben, oder sie lag dem Dotter noch ziemlich dicht auf. Am anderen Tag waren im Uhrschälchen einige wenige flimmernde Keimblasen zu bemerken, während die Hauptmasse der Eier noch ganz unverändert war.

Ein ähnliches Verhältniss beobachtete Pflüger (VII. 50) zwischen Rana fusca und Rana esculenta. Eier der ersten Art in Wasserextrakt des Hodens von Rana esculenta versenkt, blieben stets unbefruchtet. Als jedoch Eier von Rana esculenta mit Samen aus dem Hoden von Rana fusca vermischt wurden, entwickelten sie sich in regelrechter Weise mit Ausnahme einzelner, die sich abnorm theilten; nachdem aber das Blastulastadium erreicht war, starben sie auch wieder ohne Ausnahme ab.

Die weiteren Folgen der Bastardbefruchtung, wie sie sich später in der Entwicklung des Kreuzungsproductes zu erkennen geben, bieten vielfach Vergleichspunkte zu den Folgen der Selbstbefruchtung. Wenn auch Befruchtung eintritt, sterben in vielen Fällen die Embryonen frühzeitig ab oder erhalten eine schwächliche Constitution.

Bei Kreuzung einzelner Echinodermen kommen die Larven nicht über das Gastrulastadium hinaus. Ebenso sah Pflüger die bastardirten Eier (Rana fusca mit Samen von R. esculenta) schon als Keimblasen absterben. Thierische Bastarde, wenn sie in das Alter der Geschlechtsreife eintreten, sind gewöhnlich in ihren Zeugungsorganen geschwächt und bleiben selbst unfruchtbar.

Aehnliches lehrt das Pflanzenreich durch noch zahlreichere Beispiele. Zuweilen bilden sich in Folge der Bastardbefruchtung zwar Samen aus, dieselben sind aber mangelhaft entwickelt und hie und da nicht keimungsfähig. Wenn Keimung eintritt, entwickeln sich die Pflänzchen bald schwächlich, bald kräftig. „Bastarde zwischen beträchtlich verschiedenen Arten sind häufig sehr zart, insbesondere in der Jugend, so dass die Aufzucht der Sämlinge schwer gelingt. Bastarde zwischen näher verwandten Arten und Racen sind dagegen in der Regel ungemein üppig und kräftig; sie zeichnen sich meistens durch Grösse, Schnellwüchsigkeit, frühe Blüthenreife, Blüthenreichthum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Grösse einzelner Organe, und ähnliche Eigenschaften aus."

„Bastarde aus verschiedenen Arten bilden in ihren Antheren eine geringere Zahl normaler Samen aus, als die Pflanzen reiner Abkunft; häufig bringen sie weder Pollen noch Samen hervor. Bei Mischlingen aus nahe verwandten Raçen ist diese Schwächung der sexuellen Reproductionsfähigkeit in der Regel nicht vorhanden."

Im Allgemeinen gedeiht das Bastardproduct um so besser, je näher die systematische Verwandtschaft und je grösser die geschlechtliche Affinität der Eltern ist. In einzelnen Fällen kann es dann sogar besser gedeihen, als ein normal befruchtetes Ei. So liefert Nicotiana rustica mit Pollen von N. Californica gekreuzt eine Pflanze, die sich zur Höhe der Eltern wie 228:100 verhält (Hensen VII. 18).

γ) Beeinflussung der geschlechtlichen Affinität durch äussere Eingriffe.

Wir haben bisher in den Experimenten über Selbstbefruchtung und Bastardbefruchtung die geschlechtliche Affinität der Ei- und Samenzellen schon als einen ausserordentlich unberechenbaren Factor kennen gelernt, mit welchem eine Reihe der verschiedenartigsten Folgeerscheinungen — Eintritt oder Nichteintritt der Befruchtung, frühzeitig gehemmte oder geschwächte oder kräftige Entwicklung etc. — zusammenhängt. Die ge-

schlechtliche Affinität erweist sich aber als ein noch complicirteres Phänomen, da sich zeigen lässt, dass sie sich durch äussere Eingriffe in vielen Fällen beeinflussen lässt.

Höchst eigenthümliche Verhältnisse liessen sich durch experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung bei einzelnen Echinodermen feststellen (VII. 20). Die unbefruchteten Eier sind hüllenlos. Trotzdem tritt in der Regel keine Befruchtung ein, wenn Samenfäden nahe verwandter Arten, die in ihrer Form nicht zu unterscheiden sind, hinzugefügt werden, obschon dieselben sich an die Oberfläche der Eier ansetzen und bohrende Bewegungen ausführen. Der Nichteintritt der Befruchtung kann hier nur dadurch erklärt werden, dass das Ei, wenn ich so sagen darf, die ihm nicht adaequaten Samenfäden zurückweist.

Das ist nun aber nicht ausnahmslos der Fall. Bei Kreuzungen, die zwischen Strongylocentrotus lividus und Sphaerechinus granularis vorgenommen wurden, kam unter Hunderten immer eine bald kleinere, bald grössere Anzahl von Eiern vor, die durch den fremden Samen befruchtet wurden, während die grosse Mehrheit der Eier nicht reagirte. Die Eier ein und desselben Thieres waren also verschieden voneinander, in ähnlicher Weise wie zuweilen die Schwärmsporen ein und derselben Art auf Licht verschieden reagiren können, indem einige den positiven Rand, andere den negativen Rand aufsuchen und wieder andere zwischen beiden hin- und herschwanken (siehe Seite 83). Wie die Schwärmsporen eine verschiedene Lichtstimmung, so zeigen hier die Eier eines und desselben Thieres eine verschiedene Geschlechtsstimmung, und, was noch wunderbarer ist, diese Geschlechtsstimmung kann durch äussere Einflüsse in hohem Grade beeinflusst und abgeändert werden.

Das Verfahren ist ein sehr einfaches. Es lassen sich nämlich die reifen Echinodermeneier nach ihrer Entleerung aus den Eierstöcken 24 bis 48 Stunden unbefruchtet in Meerwasser aufheben, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. In dieser Zeit aber gehen Veränderungen in ihnen vor, die sich in ihrem Verhalten gegen fremden Samen kund thun.

Bei den Experimenten wurden zwei verschiedene Methoden eingeschlagen, von denen die eine als die Methode der successiven Nachbefruchtung bezeichnet werden kann. Sie besteht darin, dass der Experimentator ein und dasselbe Ei-Quantum zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten mit fremdem Samen kreuzt. Dabei wurde das wichtige Ergebniss gewonnen: Eier, welche gleich nach ihrer Entleerung aus dem strotzend gefüllten Eierstock bastardirt wurden, wiesen mit Ausnahme eines verschwindend kleinen Bruchtheils den fremden Samen zurück, aber nach 10, 20 oder 30 Stunden, bei der zweiten, dritten oder vierten Nachbefruchtung hatte eine immer grössere Anzahl von Eiern ein dem früheren entgegengesetztes Verhalten angenommen, indem sie sich bastardiren liessen und eine Zeit lang auch völlig normal weiter entwickelten. Das Resultat fiel immer in derselben Weise aus, mochten die Eier von Strongylocentrotus lividus mit Samen von Sphärechinus granularis oder von Echinus mikrotuberculatus, oder mochten die Eier von Sphärechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus gekreuzt werden.

Das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardirung lässt sich in

diesen Fällen nicht auf eine Verschiedenheit des Samens zurückführen, da derselbe jedesmal neu aus dem strotzend gefüllten Hoden entnommen wurde und daher bei den Versuchen als ein relativ constant bleibender Factor angesehen werden konnte. Hier ist es über jeden Zweifel erhaben, dass sich allein die Eizelle in ihrem Verhalten gegen die Einwirkung des fremden Samens verändert hatte.

Wenn aber überhaupt in der Eizelle Veränderungen eintreten oder künstlich hervorgerufen werden können, durch welche die Bastardirung gelingt, dann muss es vom theoretischen Standpunkt aus auch möglich sein, die Geschlechtsproducte zweier Arten, zwischen denen ein gewisser Grad sexueller Affinität besteht, fast ohne Zurückbleiben eines unbefruchteten Restes zu bastardiren. Man wird dann je nach den Bedingungen, unter denen man die Geschlechtsproducte zusammenbringt, ein Minimum und ein Optimum der Bastardirung gewinnen können.

Um diese Verhältnisse festzustellen, nimmt man die Experimente am besten in der Weise vor, dass man das Eimaterial eines Weibchens in mehrere Portionen theilt und zu verschiedenen Zeiten befruchtet. Stets erhält man hier den geringsten Prozentsatz von Bastarden, wenn den Eiern gleich nach der Entleerung aus den Ovarien der fremde Samen zugesetzt wird. Je später die Befruchtung geschieht, sei es nach 5 oder 10 oder 20 oder 30 Stunden, um so mehr wächst der Prozentsatz der bastardirten Eier, bis schliesslich ein Bastardirungsoptimum erreicht wird. Als solches bezeichnet man das Stadium, in welchem sich bei Zusatz fremden Samens das möglichst grösste Eiquantum in normaler Weise entwickelt. Das Stadium ist von kurzer Dauer, da sich in den Eiern für uns unsichtbare Veränderungen ohne Unterbrechung weiter abspielen. Dann beginnt der Prozentsatz der in Folge der Bastardbefruchtung sich normal entwickelnden Eier wieder abzunehmen und zwar hauptsächlich deshalb, weil ein immer grösser werdender Theil in Folge des Eindringens mehrerer Samenfäden sich ganz unregelmässig theilt und missgebildet wird.

Die Erfolge, die man erhält, wenn das Eimaterial zu verschiedenen Zeiten gekreuzt wird, kann man sich unter dem Bilde einer auf- und absteigenden Curve darstellen, deren Höhepunkt durch das Bastardirungsoptimum bezeichnet wird. Zur Veranschaulichung können die Ergebnisse von Kreuzungen der Eier von Sphärechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus dienen. 1/4 Stunde nach Entleerung aus dem Ovarium befruchtet entwickeln sich nur äusserst vereinzelte Eier (Bastardirungsminimum). Nach 2 1/4 Stunden lassen sich 10 %, nach 6 1/4 Stunden schon etwa 60 % und nach 10 1/4 Stunden fast alle Eier mit Ausnahme von etwa 5 % befruchten, wobei sie sich meist in normaler Weise weiter entwickeln (das Bastardirungsoptimum ist erreicht). Bei Befruchtung nach 25 Stunden entwickelt sich ein Theil normal, ein nicht unbedeutender Theil in unregelmässiger Weise in Folge von Mehrbefruchtung, ein kleiner Rest bleibt unbefruchtet.

Aus den an Echinodermeneiern erhaltenen Resultaten scheint sich mir eine Erklärung für die bekannte Thatsache zu bieten, dass domesticirte Thier- und Pflanzenarten sich im Allgemeinen leichter kreuzen lassen, als nahe verwandte Arten im Naturzustande. Durch die Domestication wird eben im Ganzen die Constitution verändert und biegsamer gemacht. Dies äussert sich dann besonders an den Geschlechtsproducten, indem der Generationsapparat bei allen Veränderungen im Körper in Mitleidenschaft gezogen wird.

Wie bei der Bastardirung, lässt sich auch bei der Selbstbefruchtung zeigen, dass die geschlechtliche Affinität sich durch äussere Eingriffe umstimmen lässt. Wie Darwin (VII. 8) mittheilt, ist Eschscholtzia californica in Brasilien nicht selbstfruchtbar, nach England gebracht, wird sie es; Samen von England nach Brasilien zurückgebracht, werden dort sehr bald wieder für Selbstbefruchtung untauglich. Auch individuelle Verschiedenheit zeigt sich hier in ähnlicher Weise. Gleichwie bei Echinodermen von Eiern eines Eierstocks einige sich mit fremdem Samen kreuzen lassen, andere nicht, so hat sich durch das Experiment ergeben, dass von Reseda odorata einige Individuen mit sich selbst fruchtbar sind, andere nicht. Ebenso wird es auf ähnliche individuelle Unterschiede der Eizellen einer Blüthe zurückzuführen sein, dass bei manchen Pflanzen sowohl Selbstbefruchtung als auch Bastardbefruchtung immer nur viel weniger Samen liefert als Normalbefruchtung. Eine gewisse Anzahl von Eiern werden eben entweder den fremden Pollen gar nicht annehmen, oder, wenn sie befruchtet werden, frühzeitig absterben.

δ) Rückblick und Erklärungsversuche.

Wenn wir jetzt noch auf die im letzten Kapitel besprochenen Erscheinungen einen Rückblick werfen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass in der Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen und in der damit eng zusammenhängenden, geschlechtlichen Affinität ein ausserordentlich complicirtes Phänomen des Lebens vorliegt. Die Factoren, die hierbei maassgebend sind, entziehen sich unserer genauen Kenntnissnahme. Aber Vieles scheint darauf hinzudeuten, dass in geringen Verschiedenheiten der molekularen Organisation die Bedingungen zu suchen sein werden dafür, dass hier Eizellen sich parthenogenetisch, dort nur in Folge der Verbindung mit einer Samenzelle zu entwickeln vermögen, dass bald Selbstbefruchtung und Bastardbefruchtung gelingt, bald nicht, dass die Eizellen ein und desselben Individuums sich oft bei Selbst- und Bastardbefruchtung verschieden verhalten, dass der Eintritt von Befruchtungsbedürftigkeit und von Parthenogenese, das Gelingen von Selbst- und Bastardbefruchtung durch äussere Eingriffe oft beeinflusst werden können, dass das Gedeihen der Zeugungsproducte von der Art der Befruchtung abhängig ist.

Lässt sich nun darüber eine Vermuthung aussprechen, wie die zum Zweck der Befruchtung geeignete moleculare Organisation der Geschlechtszellen sein muss? Die Erscheinungen der Selbst- und Bastardbefruchtung verglichen mit der Normalbefruchtung sind wohl im Stande, uns wenigstens einen wichtigen Fingerzeig zu geben.

Wie aus den zahlreichen Beobachtungen wohl klar hervorgeht, wird der Erfolg der Befruchtung wesentlich mit bestimmt durch das Verwandtschaftsverhältniss, in welchem die weiblichen und männlichen Geschlechtszellen zu einander stehen. Sowohl zu nahe, als zu entfernte Verwandtschaft oder wie wir anstatt dessen auch sagen können, zu grosse Aehnlichkeit oder zu grosse Verschiedenheit der Geschlechtsproducte beeinträchtigen den Erfolg der Befruchtung. Er wird beeinträchtigt entweder unmittelbar in der Weise, dass sich die Geschlechtszellen gar nicht verbinden, da sie keine geschlechtliche Affinität zu einander äussern, oder mittelbar dadurch, dass das Mischungsproduct beider, der aus der Befruchtung hervorgehende Keim, nicht ordentlich entwicklungsfähig wird. Letzteres äussert sich bald darin, dass schon nach den ersten Anfangs-

stadien der Entwicklung der Keim abstirbt, bald darin, dass ein allerdings lebensfähiges, aber schwächliches Product entsteht, bald darin, dass das schwächliche Product durch Vernichtung seiner Reproductionsfähigkeit zur Erhaltung der Art nicht taugt. Unter allen Fällen gedeiht das Zeugungsproduct am besten, wenn die zeugenden Individuen und in Folge dessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Constitution oder Organisation voneinander verschieden sind.

Es ist ein grosses Verdienst von Darwin (VII. 8), durch ausgedehnte Experimente und Studien uns eine Grundlage für diese Erkenntniss verschafft und sie zuerst klar formulirt zu haben. Ich führe drei Sätze von ihm an: „Kreuzung von Formen, welche unbedeutend verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen sind oder variirt haben, begünstigt Lebenskraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen, während grössere Veränderungen oft nachtheilig sind." „Der blosse Akt der Kreuzung thut an und für sich nicht gut, sondern das Gute hängt davon ab, dass die Individuen, welche gekreuzt werden, unbedeutend in ihrer Constitution voneinander verschieden sind und zwar in Folge davon, dass ihre Vorfahren mehrere Generationen hindurch unbedeutend verschiedenen Bedingungen oder dem, was wir spontane Abänderung nennen, ausgesetzt gewesen sind." Der Nutzen der Befruchtung besteht in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen."

Die Darwin'schen Erfahrungen hat Herbert Spencer (IX. 26) benutzt, um auf molekularem Gebiet eine Hypothese von dem Wesen der Befruchtung aufzubauen, die als ein vorläufiger Versuch erwähnt zu werden verdient.

Spencer stellt gewissermaassen als ein Axiom den Satz auf, dass die Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen darin besteht, dass „ihre organischen Einheiten (Micellen) sich einem Gleichgewichtszustand genähert haben", und dass „ihre gegenseitigen Anziehungen sie verhindern, ihre Anordnung auf die Einwirkung äusserer Kräfte hin leicht zu verändern."

Wäre diese Annahme fester zu begründen, während sie augenblicklich mir nur eine Möglichkeit zu sein scheint, so könnte man wohl ohne Bedenken der Erklärung von Spencer zustimmen: „Der Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung ist, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des annähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Moleküle der elterlichen Organismen angekommen sind." Denn „wenn eine Gruppe von Einheiten des einen Organismus und eine Gruppe von etwas verschiedenen Einheiten des anderen miteinander vereinigt werden, wird das Streben nach dem Gleichgewichtszustand vermindert, und die vermischten Einheiten werden in den Stand gesetzt sein, ihre Anordnung durch die auf sie einwirkenden Kräfte leichter abändern zu lassen; sie werden soweit in Freiheit gesetzt sein, dass sie nun jeder Andersvertheilung fähig sind, welche das Wesen der Entwicklung ausmacht."

In diesem Sinne kann die Befruchtung auch als ein Verjüngungsprocess betrachtet werden, wenn man sich dieses von Bütschli (VII. 6), Maupas (VII. 30) u. A. gebrauchten Ausdruckes bedienen will.

Der Ausspruch von Spencer entzieht sich zur Zeit noch einer genaueren, wissenschaftlichen Begründung, scheint mir aber als vorläufiger Versuch zur Lösung der ausserordentlich schwierigen Frage Beachtung zu verdienen.

Aus dem oben aufgestellten Satz, dass der Befruchtungsprocess eine Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Einheiten unbedeutend verschiedener Individuen ist, lässt sich noch eine wichtige Folgerung ziehen. Wenn die geschlechtliche Zeugung eine Vermischung der Eigenschaften zweier Zellen ist, so muss sie Mittelformen liefern.

Sie gleicht Verschiedenheiten aus, indem sie etwas Neues hervorruft, was zwischen den beiden alten Zuständen die Mitte hält; sie schafft zahllose neue Varianten, die aber Verschiedenheiten geringeren Grades darstellen. Weismann (IX. 34) erblickt daher in der Befruchtung eine Einrichtung, durch die ein immer wechselnder Reichthum individueller Gestaltung hervorgerufen werde; ihr Zweck sei, das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection (natürliche Auslese) neue Arten hervorbringe.

Indem ich dem ersten Theil dieses Satzes beistimme, habe ich gegen den zweiten Theil Bedenken. Die durch Befruchtung hervorgerufenen individuellen Verschiedenheiten, welche Gegenstand der natürlichen Auslese werden sollen, können im Allgemeinen nur geringfügiger Art sein und laufen stets Gefahr, durch eine der folgenden Mischungen wieder aufgehoben oder abgeschwächt oder in eine andere Richtung gedrängt zu werden. Eine neue Abart kann sich nur bilden, wenn zahlreiche Individuen einer Art nach einer bestimmten Richtung hin variiren, so dass es zu einer Summirung und Verstärkung dieser Eigenthümlichkeit kommt, während andere Individuen derselben Art, die ihren alten Charakter bewahren oder in einer anderen Richtung variiren, an der geschlechtlichen Vermischung gehindert werden. Ein solcher Process setzt constant wirkende äussere Factoren und eine gewisse räumliche Sonderung der Individuen einer Art voraus, die sich in zwei neue Arten spalten soll.

Mir scheint daher die geschlechtliche Zeugung auf die Artbildung im entgegengesetzten Sinne, als es Weismann annimmt, einzuwirken. Sie gleicht die Unterschiede, welche durch Einwirkung äusserer Factoren in den Individuen einer Art hervorgerufen werden, beständig aus, indem sie Mittelformen schafft; sie drängt geradezu dahin, die Art homogen zu machen und in ihrer Besonderheit zu erhalten. Von Bedeutung ist hierbei ferner die sexuelle Affinität, jene räthselhafte Eigenschaft der organischen Substanz, sowohl mit zu gleichartig als auch mit zu fremdartig beschaffener Substanz keine Verbindung oder wenigstens keine gedeihliche Verbindung einzugehen. Denn die Arten und Gattungen werden getrennt erhalten, weil die Geschlechtsproducte sich wegen ihrer verschiedenartigen Organisation und der damit zusammenhängenden, geringen geschlechtlichen Affinität nicht mit Erfolg vermischen können.

In gleichem Sinne äussern sich Darwin und Spencer. Nach Darwin „spielt die Kreuzung eine sehr wichtige Rolle in der Natur, indem sie die Individuen derselben Species oder Varietät getreu und gleichförmig in ihrem Charakter erhält.“ Und H. Spencer bemerkt: „In der Species findet vermittelst der geschlechtlichen Zeugung eine ununterbrochene Neutralisation jener gegensätzlichen Abweichungen vom Mittelzustande statt, welche in ihren verschiedenen Theilen durch verschiedene Gruppen einwirkender Kräfte verursacht werden, und in gleicher Weise

ist es diese rhythmische Erzeugung und Wiederaufhebung solcher gegensätzlichen Abweichungen, welche die Fortdauer des Lebens der Species verbürgt."

Literatur. VII.

1) **Auerbach.** *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz etc. Sitzungsber. d. kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Nr. 35.*

2a) **A. de Bary.** *Ueber apogame Farne u. die Erscheinungen der Apogamie im Allgemeinen. Botanische Zeitung. Bd. XXXVI. 1878.*

2b) *Derselbe. Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pilze. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellschaft. 1881.*

3) **van Beneden.** *Siehe Capitel VI.*

4) **Böhm.** *Ueber Reifung u. Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII.*

5) *Derselbe. Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München. 1891.*

6) **Bütschli.** *Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung u. Conjugation der Infusorien. Abhandl. der Senkenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X. 1876.*

7) **Calberla.** *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXX.*

8) **Darwin.** *Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.*

9) **Engelmann.** *Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.*

10) **P. Falkenberg.** *Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. 1879.*

11) *Derselbe. Die Algen im weitesten Sinn. Schenk's Handb. der Botanik. Bd. II. 1882.*

12) **Focke.** *Die Pflanzen-Mischlinge. Botanische Zeitung. 1881.*

13) **H. Fol.** *Archives des sciences physiques et naturelles. Génève, 15. Oct. 1883.*

14) *Derselbe. Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Archives des scienc. phys. et nat. le Génève. Troisième pér. Tom. XXV. 1891.*

15) **L. Guignard.** *Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morpholog. observés chez les plantes et chez les animaux. Annales des sciences natur. Tom. XIV. Botanique. 1891.*

16) **M. Hartog.** *Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quarterly journal of microsc. science. 1891.*

17) **Henking.** *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 49, 51, 54.*

18) **Hensen.** *Die Physiologie der Zeugung. Handb. der Physiologie. Bd. VI.*

19) **Oscar Hertwig.** *Siehe Cap. VI, Nr. 30a, 32, 33, 34.*

20) **Oscar Hertwig u. Richard Hertwig.** *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.*

21) **Richard Hertwig.** *Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. der bayer. Akad. der Wissensch. II. Cl. Bd. XVII. 1889.*

22) *Derselbe. Ueber die Gleichwerthigkeit d. Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. Bd. IV. 1888.*

23) *Derselbe. Ueber Kernstructur u. ihre Bedeutung f. Zelltheilung u. Befruchtung. Ebenda.*

24) **Hildebrand.** *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen etc. Leipzig 1867.*

25) **Ishikawa.** *Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluken. Zoolog. Anzeiger Nr. 353. 1891.*

26) **Keller.** *Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phyllozera vastatrix. Zoolog. Anzeiger. Bd. X. pag. 583. 1887.*

27) **Klebahn.** *Studien über Zygoten. Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXII.*

28) **Klebs.** *Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biolog. Centralblatt. Bd. IX. 1889.*

29) **E. L. Mark.** *Maturation, fécondation and segmentation of Limax campestris. Bullet. of the museum of comp. Zool. at Harvard college. Vol. VI. 1881.*

30) **E. Maupas.** *Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de Zool. expér. et génér. 2e série. Vol. VII.*

31) **C. Nägeli.** *Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. der kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. zu München. 1865. Bd. II. p. 395.*

32) *Derselbe. Die Theorie der Bastardbildung. Sitzungsber. der kgl. bayer. Akad. der Wissensch. zu München. 1866. Bd. I.*

33) **Nussbaum.** *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XVIII.*
34) **Oppel.** *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXXIX. 1892.*
35a) **Pringsheim.** *Ueber die Befruchtung der Algen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1855.*
35b) *Derselbe. Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Ebenda. 1869.*
36) **Rückert.** *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anzeiger. VII. Jahrg. Nr. 11. 1892.*
37) **Selenka.** *Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.*
38) **Strasburger.** *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.*
39) **Weismann.** *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXXIII.*
40) *Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper u. über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.*
41) **Weismann u. Ishikawa.** *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. III. 1887.*
42) *Dieselben. Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher. Bd. III. Abth. f. Morph.*
43) **Otto Zacharias.** *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXX. 1887.*
44) **Blochmann.** *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrb. Bd. XII.*
45) *Derselbe. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen u. Wespen. Festschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Univers. Heidelberg. 1886. Med. Theil.*
46) *Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb. Bd. XV.*
47) **Platner.** *Ueber die Bildung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt. Bd. VIII. 1888—89.*
48) **Weismann.** *Ueber die Vererbung. Jena 1883.*
Derselbe. Die Continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.
49) **Herm. Müller.** *Die Befruchtung der Blumen durch Insecten. Leipzig 1873.*
50) **Pflüger.** *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Archiv f. die ges. Physiologie. Bd. XXIX.*
51) **Berthold.** *Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentl. Phaeosporeen. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1881.*

ACHTES CAPITEL.

Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellproduct.

In einem lebenden Organismus stehen nothwendiger Weise alle morphologisch unterscheidbaren Theile in bestimmten, gesetzmässigen Wechselwirkungen zu einander. In dieselben einen Einblick zu gewinnen, ist bei der ganzen Complication des Lebensprocesses in den meisten Fällen ausserordentlich schwer. Immerhin ist auch hier durch Beobachtung und Experiment schon ein erfreulicher Anfang gemacht, um das dunkle Gebiet unserer Erkenntniss zu erschliessen.

Auf eine Betheiligung des Protoplasma an allen formativen Processen, an der Bildung der Zellmembran, der Intercellularsubstanzen etc. weisen verschiedenartige Befunde hin, welche sich wohl kaum in einer anderen Weise erklären lassen.

Bei Pflanzen ist stets an den Stellen, von denen das Wachsthum hauptsächlich ausgeht, die Hauptmasse des Protoplasma angesammelt: so an den Spitzen wachsender Wurzelhaare, sprossender Pilzfäden etc., an den Vegetationspunkten vielzelliger und einzelliger Pflanzen, wie Caulerpa.

Auch in der einzelnen Zelle häuft sich das Protoplasma stets an den Orten grösster formativer Thätigkeit an.

Wenn in einer Pflanzenzelle sich die Cellulosemembran zu vorspringenden Leisten oder sonstigen Sculpturen verdickt, geht das Protoplasma schon einige Zeit, ehe die Verdickungen angelegt werden, vorbereitende Veränderungen ein, indem es sich zu den Stellen des stärkeren Wachsthums hinbegiebt. Auch während sich die Leisten und Verdickungen bilden, gehen an ihnen fortwährend Ströme von körnigem Protoplasma entlang.

Wenn bei Vaucheria ein kleines Stück abgetrennt wird, so sucht alsbald das Protoplasma den Defect wieder zu ergänzen. Man sieht „zu der Wunde körniges Plasma in dichteren Massen herandrängen und sich zu einer nach aussen scharf begrenzten Schicht zusammenschliessen. An dieser beginnt sich alsbald Zellhaut zu bilden.“ (Klebs.)

Wenn man durch Plasmolyse den Protoplasmakörper einer Pflanzenzelle von seiner Membran abgelöst hat, ohne dass er dadurch in seinen Lebensfunctionen gelitten hat, so scheidet er nach kurzer Zeit wieder

auf seiner Oberfläche eine neue Celluloseschicht aus, welche sich durch Zusatz von Congoroth zum Wasser roth färben lässt.

Solange Zellen jung und in kräftigem Wachsthum begriffen sind, enthalten sie die grösste Menge von Protoplasma, während dasselbe in alten Zellen, namentlich wenn dieselben ihre formative Thätigkeit eingestellt haben, oft nur in geringen Spuren nachzuweisen ist. So kann in grossen, ausgewachsenen Pflanzenzellen der protoplasmatische Beleg an der Innenfläche der Cellulosemembran so ausserordentlich dünn werden, dass er als ein besonderes Häutchen nur vermittelst der Plasmolyse nachzuweisen ist. Ebenso ist in den blasigen Chordazellen der Thiere etc. Protoplasma nur noch in geringen Spuren vorhanden.

Besonders ist gegenwärtig die Forschung auf die Beziehungen des Kerns zu den übrigen Bestandtheilen der Zelle gerichtet. Dass derselbe namentlich während des ganzen Theilungsprocesses in sehr auffälligen Wechselbeziehungen zum Protoplasmakörper steht, wurde schon früher gezeigt. (Seite 172). Aber auch zu anderen Zeiten spielt er offenbar eine wichtige, physiologische Rolle im Leben der Zelle; alle formativen und nutritiven Processe scheinen in einem näheren, zur Zeit allerdings nicht genauer zu definirenden Abhängigkeitsverhältniss von ihm zu stehen, wie sich aus den jetzt näher zu besprechenden Beobachtungen von Haberlandt und Korschelt, sowie aus Experimenten von Gruber, Nussbaum, Balbiani, Klebs und Hofer schliessen lässt.

I. Beobachtungen über Stellungen des Kerns, welche auf eine Betheiligung bei formativen und nutritiven Processen hinweisen.

Nach den ausgedehnten, wichtigen Untersuchungen von Haberlandt (VIII. 4) befindet sich der Kern von jungen, sich entwickelnden Pflanzenzellen „meist in grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Dies gilt sowohl für das Wachsthum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speciell für das Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachsthum bevorzugt, so nimmt der Kern eine solche centrale Lage ein (Fig. 161 II), dass er von den Orten ausgiebigsten Wachsthums ungefähr gleichweit entfernt ist. Zuweilen stellen Plasmastränge (Fig. 161 II) eine Verbindung der Kerne mit den Wachsthumsstätten auf kürzestem Wege her. In der ausgebildeten Zelle behält der Kern seine frühere Lage nur in der kleineren Anzahl der Fälle bei. Gewöhnlich verlässt er den in der wachsenden Zelle innegehabten Platz und zeigt dann zumeist eine unbestimmte, in einzelnen Fällen jedoch aufs Neue eine bestimmte Lagerung."

Von den zahlreichen Beobachtungen, an denen Haberlandt diese Sätze begründet, theile ich einige besonders lehrreiche Beispiele mit.

Die Epidermiszellen vieler Pflanzen zeigen häufig Verdickungen entweder an ihrer nach aussen oder nach innen gerichteten Wandfläche. Je nachdem liegt der Kern entweder der Aussenwand oder der Innenwand und zwar der Mitte der Verdickung dicht an. In sehr anschaulicher Weise lehren dies die in Fig. 161 zusammengestellten Beispiele: Nr. I eine Zellreihe von der Epidermis des Laubblattes von Cypripedium

insigne, Nr. III eine Epidermiszelle der Fruchtschale von Carex panicea. Nr. IV. eine junge Epidermiszelle des Laubblattes von Aloë verrucosa.

Eine zweite Reihe von Beobachtungen betrifft das Wachsthum ober- und unterirdischer Pflanzenhaare.

Die zarten Wurzelhaare der Pflanzen zeigen ein deutlich ausgesprochenes Spitzenwachsthum. Hier findet sich denn auch der Kern, so lange das Wachsthum andauert, stets in der Spitze (Fig. 162 *A*), während er in ausgewachsenen, alten Haaren sich weiter von ihr entfernt hat. Wenn ein Wurzelhaar sich aus einer Epidermiszelle neu anlegt, so geschieht dies stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Parthie der Aussenwand (Fig. 162 *B*). Bei manchen Pflanzen

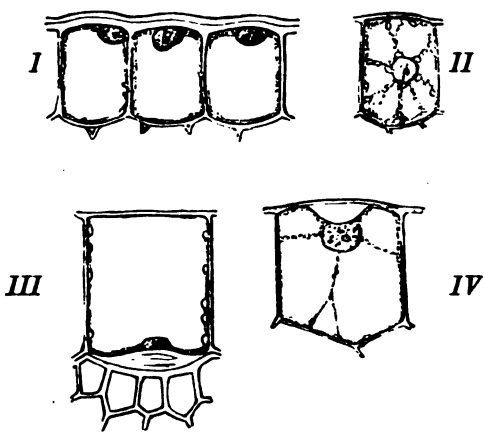


Fig. 161. ***I*** **Epidermiszellen des Laubblattes von Cypripedium insigne.** Nach Haberlandt Taf. I, Fig. 1.

II **Epidermiszelle von Luzula maxima.** Nach Haberlandt Taf. I, Fig. 3.

III **Epidermiszelle der Fruchtschale von Carex panicea.** Nach Haberlandt Taf. I, Fig. 14.

IV **Junge Epidermiszelle des Laubblattes von Aloë verrucosa.** Nach Haberlandt Taf. I, Fig. 7.

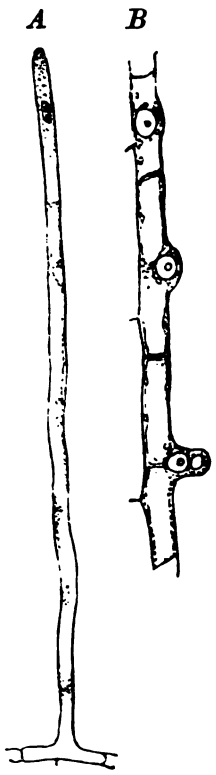


Fig. 162.

Fig. 162. ***A*** **Wurzelhaar von Cannabis sativa.** Nach Haberlandt Taf. II, Fig. 26.

B **Entstehung der Wurzelhaare von Pisum sativum.** Nach Haberlandt Taf. II, Fig. 22.

(Brassica oleracea) kann sich die Zelle des Wurzelhaares verzweigen, wobei dann der einfache Kern in einen der Zweige hereinrückt. Dieser wird dann sowohl der protoplasmareichste, als auch der längste, während die anderen Zweige zu wachsen aufhören.

Von den Wurzelhaaren unterscheiden sich die oberirdischen Haare dadurch, dass sie ein basipetales, intercalares Wachsthum besitzen, wie Haberlandt durch Messungen festgestellt hat. In Folge dessen

liegt hier der Kern nicht in der Spitze, sondern ungefähr da, wo sich der secundäre, basale Vegetationspunkt befindet und das Längenwachsthum am längsten andauert.

Unter Sternhaaren (Fig. 163) versteht man eigenthümliche, einzellige Gebilde, die sich nach ihrem peripheren Ende in mehrere, in radiärer Richtung auseinander weichende Zweige spalten. Hier liegt der Kern im Mittelpunkt der Verzweigung, so lange die formativen Processe andauern, rückt dann aber nach beendetem Wachsthum wieder näher an die Basis heran.

Auch Pilze und Algen liefern Belege für eine Theilnahme des Kerns an den formativen Processen. Bei den vielkernigen Hyphen von Saprolegnia bilden sich seitliche Schläuche stets unmittelbar über einem in nächster Nähe der Wandung befindlichen Kern. Bei Vaucheria und anderen vielkernigen Algen giebt es, wie bei den höheren Pflanzen, besondere Vegetationspunkte, von denen das hauptsächliche Wachsthum ausgeht; an diesen sieht man nun zahlreiche kleine Kerne der Cellulosemembran unmittelbar angelagert, dann folgt eine Schicht von Chromatophoren, während in dem übrigen Theil der Zelle die Lage gerade eine umgekehrte ist.

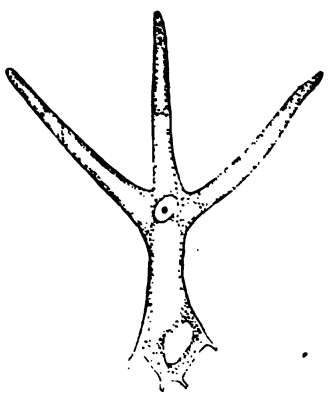


Fig. 163. Junges Sternhaar von Autrietia delloidea. Nach Haberlandt Taf. II, Fig. 28.

Noch auffälliger ist die Beziehung der Kerne zur Bildung der Zellhaut bei den Erscheinungen, die sich bei der Wundheilung von Vaucheria beobachten lassen. Denn jetzt treten in dem an der Wundstelle sich ansammelnden Protoplasma zahlreiche kleine Kerne auf; sie rücken also an die Oberfläche empor, die Chlorophyllkörner dagegen werden gerade in entgegengesetzter Richtung zurückgezogen. Kerne und Chlorophyllkörner tauschen so ihre Plätze gegen einander aus. Durch diese Wahrnehmung widerlegt sich zugleich der sonst leicht zu erhebende Einwand, dass der oder die Kerne einfach an den Stellen vorgefunden würden, zu denen das Protoplasma in grösserer Menge zuströme und sie mit sich schleppe. Denn dann wäre eine gleichzeitige entsprechende Verlagerung der viel kleineren Chlorophyllkörner noch eher zu erwarten, zumal diese ja unter dem Einfluss verschiedener Beleuchtung sehr leicht ihren Ort verändern. Von dieser Wanderung bleiben nun aber wieder die Kerne unberührt.

„Wir sehen also," bemerkt Haberlandt, „dass Zellkerne und Chlorophyllkörner unabhängig von einander bestimmte Ortsveränderungen zeigen, welche, vorausgesetzt, dass dieselben passiv erfolgen, keinenfalls durch Bewegungen des gesammten Körnerplasmas bewirkt werden können. Wenn nun das strömende Plasma betreffs der mitzuführenden Inhaltskörper gewissermaassen eine bestimmte Auswahl trifft, in dem einen Falle den grösseren Zellkern mitschleppt, die kleineren Chromatophoren zurücklässt, im anderen Falle wieder die Chromatophoren verschiebt und die ebenso kleinen oder oft noch kleineren Zellkerne unverrückt lässt, so kann eine solche Verschiedenheit der Bewegungs-Erscheinungen doch nur den Sinn haben, dass durch die-

selben bestimmte, mit der Function der Kerne, beziehungsweise der Chromatophoren zusammenhängende Lagerungsweisen bezweckt werden."

Aehnliche Beziehungen zwischen Lage und Function der Kerne, wie Haberlandt für die Pflanzenzellen, hat Korschelt (VIII. 8) für thierische Zellen nachgewiesen.

Zellen, welche sich durch reichliche Aufnahme von Reservestoffen beträchtlich vergrössern, sind die Eier. Diese haben häufig das Keimbläschen an dem Orte gelagert, an dem vorzugsweise die Stoffaufnahme vor sich gehen muss. So nehmen z. B. bei einem Theil der Cölenteraten die Eier ihre Entstehung aus dem Entoderm und werden aus dem Inhalt des Gastrovascularsystems durch Vermittelung von Entodermzellen ernährt. In Uebereinstimmung mit dem oben aufgestellten Satz liegen in jungen Eiern die Keimbläschen ganz oberflächlich und zwar an der nach der Gastralhöhle zugewandten Seite (Fig. 164). Bei manchen Actinien (Hertwig VIII. 5b) reichen die Eier sogar noch lange Zeit mit einem stielartigen Fortsatz in das Darmepithel bis an seine Oberfläche heran (Fig. 165). Der Stiel lässt eine regelmässig fibrilläre Structur erkennen, wie sie überall da auftritt, wo ein reger Stoffaustausch stattfindet und dieser Stoffaustausch bestimmte Bahnen einhält; er lässt sich daher als ein besonderer Nährapparat des Eies in Anspruch nehmen. Auch hier liegt das Keimbläschen regelmässig der Basis des Nährapparats unmittelbar an (Fig. 165).

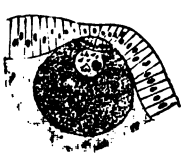


Fig. 164. Junges Ei von Adamsia rondeleti. Vergr. 145. Nach KORSCHELT Ste. 47, Fig. 8.

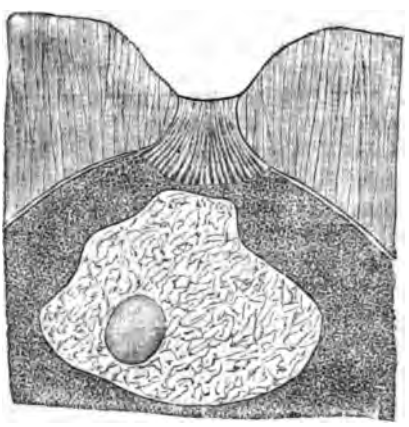


Fig. 165.

Fig. 165. Querschnitte durch das periphere Ende und den Stiel von Eizellen der Sagartia parasitica (nach O. und R. HERTWIG). Nach KORSCHELT Fig. 10.

Nach oben sieht man den gestreiften Stiel der Eizelle in das Epithel eindringen.

Ein ähnliches Verhalten trifft man in den schlauchförmigen Ovarien der Insekten, die in Eifächer und in Nährfächer gegliedert sind. Entweder ist hier wieder das Keimbläschen an das Nährfach dichter herangerückt, oder es zeigt das noch interessantere Verhalten, dass es nach dem Nährfach zu zahlreiche, pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 166) ausstreckt und dadurch nach der Seite, wo die Stoffaufnahme stattfindet seine Oberfläche in auffälliger Weise vergrössert. Hier beginnt sich denn auch der Dotter in der Umgebung des Keimbläschens in zahlreichen,

dunkeln Körnchen abzuscheiden, welche von den Nährzellen zugeführt worden sind.

Bei den meisten Thieren werden die Eier durch Vermittelung des Follikelepithels ernährt. Korschelt findet dementsprechend, dass bei Insekten die Kerne der Follikelzellen, so lange die Bildung des Dotters und des Chorions vor sich geht, unmittelbar an der nach dem Ei gerichteten Oberfläche liegen, dagegen nach Fertigstellung des Chorions in die Mitte der Zelle zurückweichen.

Noch frappanter ist das Verhalten der Kerne in den sogenannten Doppelzellen, welche strahlenartige Chitinfortsätze an dem Chorion der Eier von Wasserwanzen (Ranatra und Nepa) erzeugen (Fig. 167 *A B*). Die Protoplasmakörper der beiden Zellen, welche einen Strahl zwischen sich ausscheiden, verschmelzen. Während der Ausscheidung schicken die beiden überaus grossen Kerne an der nach dem Strahl zugekehrten Seite zahlreiche, feine Fortsätze aus.

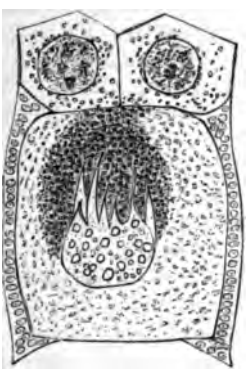


Fig. 166.

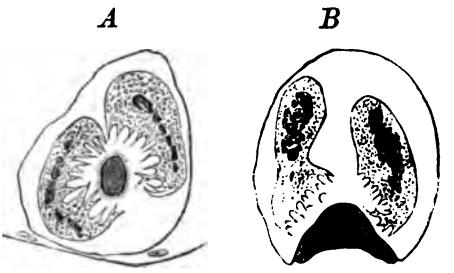


Fig. 167.

Fig. 166. Ein Eifollikel von Dytiscus marginalis mit angrenzendem Nährfach, in welchem eine reichliche Körnchenausscheidung stattfindet. Das Keimbläschen des Eies sendet Fortsätze aus nach der Richtung der Körnchenanhäufungen. Nach Korschelt Taf. I, Fig. 20.

Fig. 167. ***A*** **Querschnitt einer secernirenden Doppelzelle aus dem Eifollikel von Nepa cinerea L. Die Bildung des Strahles ist noch im Gange.** Vergr. 270fach. Nach Korschelt Taf. V, Fig. 120.

B **Längsschnitt einer Doppelzelle aus dem Eifollikel von Nepa. Bildung der Basis des Strahles.** Vergr. 195fach. Nach Korschelt Taf. V, Fig. 121.

Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ziehen Haberlandt und Korschelt folgende, die Function des Zellkerns betreffende Schlüsse:

1) „Die Thatsache, dass der Kern gewöhnlich blos in der jungen, sich erst entwickelnden Zelle eine bestimmte Lagerung zeigt, weist darauf hin, dass seine Function hauptsächlich mit den Entwickelungsvorgängen der betreffenden Zelle zusammenhängt." (Haberlandt.)

2) „Aus der Art seiner Lagerung ist zu schliessen, dass der Kern beim Wachsthum der Zelle, speciell beim Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut, eine bestimmte Rolle spielt. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass er in der ausgebildeten Zelle eventuell noch andere Functionen zu erfüllen hat." (Haberlandt.)

3) Der Kern ist wie bei der Abscheidung, so auch bei der Nahrungsaufnahme der Zelle betheiligt. Ausser in der Lage kann sich dies auch darin kundgeben, dass der Kern nach dem Ort der Abscheidung und

der Stoffaufnahme seine Oberfläche durch Ausstrecken zahlreicher Fortsätze vergrössert.

II. Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma schliessen lässt.

Zu gleichem Ergebnisse haben die experimentellen Untersuchungen von Gruber, Nussbaum, Hofer, Verworn, Balbiani und Klebs geführt. Die Methode besteht darin, dass man in irgend einer Weise einen einzelligen Organismus oder eine einzelne Zelle in ein kernhaltiges und in ein kernloses Stück trennt und dann das weitere Verhalten derselben verfolgt und vergleicht.

Durch Plasmolyse in 16 % Zuckerlösung konnte Klebs (IV. 14, VIII. 7) die Zellen von Spirogyrafäden in ein kernhaltiges und mehrere kernlose Stücke zerlegen. Obwohl die letztern zuweilen sechs Wochen am Leben blieben, ehe sie zerfielen, bestand doch in ihrer Lebensfunction ein grosser Unterschied im Vergleich zu den kernhaltigen Theilstücken. Die kernhaltigen Stücke fahren fort zu wachsen und umgeben sich mit einer neuen, durch Congoroth leicht nachweisbaren Zellhaut. Die kernlosen dagegen bleiben vollständig kuglig, vergrössern sich nicht und können keine Zellhaut bilden. Wie weit der letztere Process vom Vorhandensein des Kerns beeinflusst wird, geht in besonders auffälliger Weise daraus hervor, dass, wenn die durch Plasmolyse erhaltenen Theilstücke nur noch durch eine feine Plasmabrücke verbunden sind, dieser Zusammenhang schon genügt, um das kernlose Stück zur Abscheidung von Cellulose zu befähigen.

Indessen gehen im Protoplasma gewisse Stoffwechselprocesse auch ohne Anwesenheit des Zellkerns vor sich; zum Beispiel assimiliren die kernlosen Stücke noch und vermögen sowohl Stärke aufzulösen, als auch neu zu bilden, vorausgesetzt dass sie einen Theil des Chlorophyllbandes besitzen. Wenn sie längere Zeit im Dunkeln gehalten sind, werden sie stärkefrei durch Verbrauch der vorher abgelagerten Körnchen; in das Licht zurückgebracht, füllen sich die Chlorophyllbänder wieder mit neuassimilirter Stärke; ja, es wird hier sogar reichlicher als beim kernhaltigen Theil Stärke angesammelt, wahrscheinlich aus dem naheliegenden Grunde, weil der Verbrauch der Stärke bei dem Daniederliegen aller übrigen Lebensfunctionen auf ein Minimum herabgesetzt ist.

Kernlose Theilstücke von Funaria hygrometrica zeigen ein etwas abweichendes Verhalten, indem sie zwar Stärke auflösen, aber keine neue bilden können, trotzdem sie 6 Wochen am Leben bleiben.

Beim Zerschneiden von Vaucheria erhält man grössere und kleinere Protoplasmaklumpen theils mit, theils ohne Kern. Die Lebensfähigkeit derselben, sowie das Abscheiden einer neuen Cellulosehülle ist an das Vorhandensein von mindestens einem Zellkern geknüpft (Haberlandt VIII. 4).

Nicht mindere wichtige Ergebnisse wie bei den Pflanzen sind durch Zerstückelungen von Amöben, Rhizopoden und Infusorien gewonnen worden. Wie Nussbaum (VIII. 9), Gruber (VIII. 3), Hofer (VIII. 6) und Verworn (VIII. 10) in übereinstimmender Weise mittheilen, können nur kernhaltige Theilstücke die verloren gegangenen Organe wieder durch Neubildung ersetzen und sich zu einem normalen Individuum, das wächst und sich vermehrt, umgestalten. Kernlose Theile, selbst wenn sie grösser als die kernhaltigen

sind, können sich weder ergänzen noch wachsen, aber längere Zeit, oft mehr als 14 Tage, eine Art von Scheindasein führen; schliesslich aber zerfallen sie. Die formative Thätigkeit des Protoplasma scheint daher in erster Linie unter dem Einfluss des Kerns zu stehen. Weniger sicher gestellt ist dies für andere Functionen der Zelle, wie für die Bewegungsfähigkeit, für die Reizbarkeit und für die Verdauungsprocesse. Die Urtheile der einzelnen Beobachter gehen hier auseinander.

Bei Amöben sah Hofer das kernlose Theilstück, nachdem das erste durch die Operation bedingte Reizstadium überwunden war, 15—20 Minuten lang ziemlich normale Bewegungen ausführen; er erblickt hierin noch eine Nachwirkung des Kernes, welchem er einen regulatorischen Einfluss auf die Bewegungen des Protoplasma zuschreibt. Denn während weiterhin das kernhaltige Stück wie ein normales Individuum die Pseudopodien ausstreckt und sich fortbewegt, bleibt der kernlose Theil zu einem rundlichen Körper zusammengezogen und macht nur ab und zu nach stundenlangen Ruhepausen anormale, ruckartige Bewegungen; er heftet sich an der Unterlage nicht fest, wie herumkriechende Amöben thun, und beginnt daher bei der geringsten Wasserbewegung zu flottiren.

Eine grössere Unabhängigkeit der Protoplasmabewegung vom Einfluss des Kerns fand Verworn bei Difflugia. Selbst kleine, kernlose Theilstücke streckten in der für das unverletzte Rhizopod charakteristischen Weise lange, fingerförmige Pseudopodien aus und setzten noch nach fünf Stunden ihre Bewegungen fort. Auch waren sie noch vollkommen reizbar und reagirten auf mechanische, galvanische und chemische Reize durch Contraction ihres Körpers.

Protisten, welche besondere locomotorische Organe, wie Cilien, Wimpern, Cirrhen etc. entwickelt haben, lassen nach Verworn bei Theilungsversuchen eine vollständige Autonomie und Unabhängigkeit derselben vom Kern erkennen.

Bei Lacrymaria führt jeder des Kerns beraubte Körpertheil nach seiner Abtrennung vom Körper dieselben Bewegungen aus, wie zur Zeit, als er noch mit ihm in Zusammenhang stand. Kleine Stücke von Stylonichia, die mit einer Anzahl Bauchwimpern versehen sind, machen mit diesen noch die eigenthümlichen Laufbewegungen. Selbst bei einem kleinsten Plasmastückchen, das nur eine einzige Sprungcirrhe besitzt, fährt diese in ihren charakteristischen Bewegungen fort. Wenn sie nach hinten gerichtet war, wird sie von Zeit zu Zeit plötzlich nach vorn geschnellt, wodurch dem Theilstück ein kurzer Ruck nach rückwärts ertheilt wird; darauf kehrt sie selbst wieder in die Ruhelage zurück u. s. w.

Gleich den Cilien und Cirrhen zeichnen sich auch die contractilen Vacuolen der Protisten durch vollständige Autonomie aus. Denn auch an kernlosen Stücken kann man sehen, wie sie sich tagelang rhythmisch contrahiren (Verworn).

In Bezug auf die Verdauung endlich macht sich ein erheblicher Unterschied zwischen kernlosen und kernhaltigen Theilstücken bemerkbar. Während von letzteren gefressene, kleine Infusorien, Räderthierchen etc. in der normalen Weise verdaut werden, hat bei ersteren die Verdauung sowohl der Zeit nach, als auch an Intensität eine erhebliche Abnahme erfahren. Man könnte hieraus schliessen, dass es dem Protoplasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Secrete zu produciren (Hofer, Verworn).

Dass zwischen einzelnen Beobachtungen und Experimenten, die im

achten Capitel mitgetheilt wurden, noch Widersprüche bestehen, wird nicht Wunder nehmen, wenn man die Schwierigkeit der zu lösenden Aufgaben im Auge behält.

Literatur. VIII.

1) **Balbiani.** *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prém. part. Recueil. Zool. Suisse. 1889.*
2) **Boveri.** *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1889.*
3) **Gruber.** *Ueber die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung u. das Wachsthum einzelliger Thiere. Biolog. Centralblatt. Bd. III.*
Derselbe. Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. Biolog. Centralbl. Bd. IV u. V.
4) **Haberlandt.** *Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.*
5a) **Oscar u. Richard Hertwig.** *Ueber den Befruchtungs- u. Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.*
5b) *Dieselben. Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jena 1879.*
6) **Hofer.** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XXIV.*
7) **Klebs.** *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1887.*
8) **Korschelt.** *Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie. Bd. IV. 1889.*
9) **Nussbaum.** *Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXVI. 1886.*
10) **Verworn.** *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LI. 1891.*

NEUNTES CAPITEL.

Die Zelle als Anlage eines Organismus (Vererbungstheorieen).

Schon aus der Fähigkeit der Zelle, Bewegungen auszuführen und auf die verschiedensten äussern Einwirkungen, seien es thermische oder optische oder chemische oder mechanische, in ganz gesetzmässiger Weise zu reagiren, ferner aus der Fähigkeit complicirte, chemische Processe auszuführen und sehr zahlreiche, mit besonderer Structur versehene Substanzen zu bilden, mussten wir schliessen, dass die Zelle ein hoch zusammengesetzter Körper, aufgebaut aus zahlreichen, kleinsten, verschiedenartigen Theilchen, also selbst gewissermaassen ein kleiner Elementarorganismus ist.

Noch mehr wird uns dieser Gedanke aufgedrängt, wenn wir sehen, wie die Ei- und Samenzellen durch ihre Vereinigung die Grundlage bilden für die Entwicklung eines Organismus, welcher im Grossen und Ganzen die Eigenschaften der zeugenden Eltern und oft auch geringfügige, individuelle Züge derselben reproducirt. Wir müssen hieraus schliessen, dass in der Ei- und Samenzelle alle Bedingungen enthalten sein müssen, welche erforderlich sind, um das Endproduct des Entwicklungsprocesses schliesslich zu Stande kommen zu lassen. Unserer Wahrnehmung entziehen sich allerdings diese Bedingungen; dass dieselben aber nichts weniger als einfacher Art sein werden, geht schon aus der ausserordentlichen Zusammensetzung hervor, welche das Endproduct der Entwicklung bei den höchsten Organismen erreicht.

Die Geschlechtszellen müssen daher zahlreiche, uns verborgene Eigenschaften und Merkmale besitzen, durch deren Vorhandensein die Entstehung des Endproducts ermöglicht wird. Solche verborgenen oder latenten Eigenschaften, die erst durch den Entwicklungsprocess allmählich offenbar werden, nennt man Anlagen. In der Gesammtheit der Anlagen ist der entwickelte Organismus gewissermaassen vorgebildet oder potentiell enthalten.

Nun gleichen sich auf einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung alle Organismen ausserordentlich, insofern sie einfache Zellen sind. Die Eier des Menschen, eines Nagethiers, eines Wiederkäuers, ja selbst mancher wirbellosen Thiere sind nicht wesentlich voneinander verschieden. Ihre

Unterschiede sind ausserordentlich viel geringer als die Unterschiede zwischen dem Ei und der Samenzelle ein und desselben Organismus.

Solche formalen Aehnlichkeiten und formalen Unterschiede haben aber wenig zu bedeuten, wenn wir tiefer auf den Grund der Sache gehen. Denn so wie Mensch, Nagethier, Wiederkäuer und wirbelloses Thier in ihrer Organisation mehr oder minder tiefgreifende, uns äusserlich wahrnehmbare Unterschiede darbieten, so müssen auch die von ihnen abstammenden Geschlechtszellen, insofern sie die Anlagen des späteren ausgebildeten Zustandes darstellen, durch die Beschaffenheit der Anlagen in entsprechender Weise von einander unterschieden sein, nur dass die unterscheidenden Momente jetzt auf einem unserer Wahrnehmung noch verschlossenen Gebiete liegen. Auf der anderen Seite müssen Ei- und Samenzelle ein und desselben Organismus, die äusserlich so sehr ungleich aussehen, in ihren wesentlichen Eigenschaften, durch welche die Anlage des ausgebildeten Geschöpfs repräsentiert wird, nur in geringem Grade voneinander abweichen.

Treffend bemerkt Nägeli (IX. 20): „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebenso gut, wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder voneinander, als im entwickelten Zustande. In dem Hühnerei ist die Species ebenso vollständig enthalten, als im Huhn, und das Hühnerei ist von dem Froschei eben so weit verschieden, als das Huhn vom Frosch."

Was von den Eiern gilt, dasselbe gilt nicht minder auch von jeder einzelnen Zelle und jedem Zellencomplex, welcher als Spore und Knospe vom Mutterorganismus abgelöst, im Stande ist, den letzteren wieder zu erzeugen. Auch sie müssen alle wesentlichen Eigenschaften des Ganzen als Anlagen in einem unserer Wahrnehmung entzogenen Zustand enthalten.

Welche Vorstellungen können wir uns zur Zeit von diesen unsichtbaren Eigenschaften der Zellen bilden, durch welche sie die Anlage für einen zusammengesetzten Organismus abgeben? In welchem Verhältniss stehen Anlage und ausgebildeter Zustand zu einander?

Bei der Beantwortung dieser Fragen stehen wir vor den allerschwierigsten Problemen, welche die Lehre vom Leben darbietet. Mit ihnen haben sich Naturforscher und Denker zu den verschiedensten Zeiten beschäftigt und ihre Denkergebnisse in Hypothesen zusammengefasst, welche die Forschung in manchen Zeiträumen in nachhaltiger Weise beeinflusst haben. Auf die historisch wichtigsten derselben in Kürze einzugehen, dürfte sowohl von allgemeinem Interesse als auch eine passende Einleitung für den Versuch sein, die Anschauungen zusammenzustellen, zu denen die moderne Naturforschung hinleitet.

I. Geschichte der älteren Entwicklungstheorieen.

Zwei bedeutende Theorien haben sich in der Wissenschaft bis in den Anfang unseres Jahrhunderts hinein schroff und unvermittelt gegenüber gestanden, die Theorie der Präformation oder Evolution und die Theorie der Epigenese.

Der Präformationstheorie huldigten viele der Geistesheroen des 17. und 18. Jahrhunderts, Swammerdam, Malpighi und Leeuwenhoek, Haller, Bonnet (IX. 3) und Spallanzani (vgl. His. IX. 14). Sie waren der Ansicht, dass die Keime in ihrem Bau mit den erwachsenen Organismen auf das Vollständigste übereinstimmen und daher von Anfang an dieselben Organe in derselben Lage und Verbindung wie diese, nur in

einem ausserordentlich viel kleineren Zustand besitzen sollten. Da es nun aber mit den damaligen Vergrösserungsgläsern nicht möglich war, in den Eiern am Anfang ihrer Entwicklung die vorausgesetzten Organe wirklich zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, dass die einzelnen Theile, wie Nervensystem, Drüsen, Knochen etc. nicht nur in einem sehr kleinen, sondern auch in einem durchsichtigen Zustande vorhanden sein müssen.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuternde Beispiele auf die Entstehung des Schmetterlings aus der Puppe und namentlich auf die Entstehung einer Pflanzenblüthe aus ihrer Knospe hin.

Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits schon alle Blüthentheile, wie die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter, eingehüllt werden, wie diese Theile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüthe entfalten, wobei alle bis dahin verborgenen Theile enthüllt werden, so sollten auch in der Thierentwicklung die bereits vorhandenen, aber kleinen und durchsichtigen Theile wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden.

Daher der alte Name „Theorie der Evolution oder Entfaltung", an dessen Stelle man neuerdings die noch zutreffendere und klarere Bezeichnung „Präformationstheorie" eingeführt hat. Denn das Eigenthümliche dieser Lehre ist, dass sich in keinem Augenblick der Entwicklung etwas Neues bildet, vielmehr jeder Theil von Anfang an vorhanden oder präformirt ist, dass also das eigentliche Wesen der Entwicklung, das Werden, in Abrede gestellt wird. „Es giebt kein Werden," heisst es in den Elementen der Physiologie von Haller: „Kein Theil im Thierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen."

In schroffem Gegensatz zur Präformationslehre steht die Theorie der Epigenese, welche ihren Hauptvertreter in der Mitte des 18. Jahrhunderts in Caspar Friedrich Wolff (IX. 36) gefunden hat. Derselbe stellte in seiner bahnbrechend gewordenen Doctordissertation „Theoria Generationis" im Jahre 1759 (deutsche Ausgabe 1764) dem damals allmächtigen Dogma der Präformation den wissenschaftlichen Grundsatz entgegen: was man nicht mit seinen Sinnen wahrnehmen könne, sei auch nicht im Keime präformirt vorhanden. Am Anfang sei der Keim nichts Anderes als ein unorganisirter, von den Geschlechtsorganen der Eltern ausgeschiedener Stoff, welcher sich erst in Folge der Befruchtung während des Entwicklungsprocesses allmählich organisire.

Aus dem zunächst ungesonderten Keimstoffe lässt Wolff sich nacheinander die einzelnen Organe des Körpers sondern, welchen Process er in einzelnen Fällen bereits durch Beobachtung genauer festzustellen suchte. So zeigte er, wie sich aus dem Keimstoff allmählich einzelne Pflanzenorgane sondern und dabei in ihrer Form Metamorphosen eingehen; er lehrte, dass sich der Darmkanal des Hühnchens aus einer blattförmigen Anlage entwickelt.

Indem Wolff an der Hand von genauen Untersuchungen an Stelle vorgefasster Meinungen der Beobachtung und sinnlichen Wahrnehmung zu ihrem Rechte verhalf, hat er den Grundstein gelegt zu dem stolzen Bau, zu dem sich in unserem Jahrhundert die Entwicklungslehre auf Grund von Beobachtungen allmählich gestaltet hat.

Vergleichen wir jetzt beide Theorieen prüfend miteinander, so lassen

uns beide in ihrer älteren Fassung unbefriedigt. Beide haben ihre Achillesferse, an der sie verwundbar sind.

Was zunächst die Präformationstheorie anbetrifft, so trug sie einen Angriffspunkt zu einer auf dem Standpunkt der Evolutionisten unlösbaren, wissenschaftlichen Fehde in sich, insofern sich bei den höheren Organismen ein jedes Individuum durch das Zusammenwirken zweier getrennter Geschlechter entwickelt. Als man daher ausser dem thierischen Ei später auch mit den Samenfäden durch Leeuwenhoeks Entdeckung (1677) bekannt geworden war, erhob sich alsbald die lebhaft discutirte Streitfrage, ob das Ei oder ob der Samenfaden der vorgebildete Keim sei.

Ein Jahrhundert lang standen sich die feindlichen Schulen der Ovisten und der Animalculisten entgegen. Wie die Ovisten, Spallanzani z. B., das unbefruchtete Ei des Frosches geradezu als ein kleines Fröschchen bezeichneten und den Samen nur ein Reizmittel sein liessen, das die Bethätigung des Lebens und das Wachsthum anrege, so glaubten Vertreter der Animalculisten bei Zuhilfenahme der damaligen Vergrösserungsgläser die Samenfäden auch wirklich mit einem Kopf, mit Armen und mit Beinen ausgestattet zu sehen. Sie erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden, welcher für das Wachsthum des Samenfadens erforderlich sei.

Aber auch ausserdem musste die Präformationstheorie bei einer ins Einzelne genauer durchgeführten Durchbildung zu sehr bedenklichen Consequenzen führen. Eine solche Consequenz, die auch die Physiologen Haller und Spallanzani nicht glaubten umgehen zu können, ist der Satz, dass in einem Keim auch die Keime für alle späteren Geschöpfe schon angelegt oder eingeschlossen sein müssen. Dieser Satz ist die nothwendige Folgerung aus der Thatsache, dass sich die Thiergeschlechter in ununterbrochener Reihenfolge auseinander entwickeln. Die Präformationstheorie hat so aus ihrem Schoosse als natürliche Frucht die „Einschachtelungstheorie" erzeugen müssen oder wie sich Blumenbach (IX. 2) scherzend ausdrückt: die Lehre von den „eingewickelten Keimen". Im Eifer ist man sogar so weit gegangen, zu berechnen, wie viel Menschenkeime im Eierstock der Stammmutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sind, wobei man damals auf die Zahl von 200,000 Millionen kam (Elemente der Physiologie von Haller).

Auf der anderen Seite führt aber auch die Theorie der Epigenese in der älteren Fassung bei einer tieferen Durchführung auf Schwierigkeiten. Denn in welcher Weise, so kann man fragen, vermag die Natur mit den uns bekannten Kräften aus einem unorganisirten Stoff in wenigen Tagen oder Wochen einen thierischen Organismus, ähnlich seinen Erzeugern, neu zu bilden? Hierüber vermag keine Lehre, welche den Organismus als eine vollständige Neuzeugung betrachtet, uns eine irgendwie annehmbare, zufriedenstellende Auskunft zu ertheilen.

Blumenbach (XI. 2) nahm daher seine Zuflucht zu einem besonderen „Nisus formativus" oder „Bildungstrieb", welcher die ungeformten väterlichen und mütterlichen Zeugungssäfte zur „Formation", d. h. eine bestimmte Gestalt anzunehmen veranlasst und auch später dafür sorgt, dass Verstümmelungen wieder ersetzt werden. Aber mit der Annahme eines besonderen Bildungstriebes ist doch nicht viel mehr als ein leeres Wort für eine unbekannte Sache gewonnen.

Neue Grundlagen für die Aufstellung vervollkomm-

neter Zeugungs- und Vererbungstheorieen wurden erst durch die Zellentheorie und ihre weitere Ausbildung von der Mitte unseres Jahrhunderts an allmählich geschaffen. Diese Grundlagen sind: erstens die Erkenntniss, dass Ei und Samenfaden einfache, vom Organismus zum Zweck der Fortpflanzung sich ablösende Zellen sind und dass die entwickelten Organismen selbst nichts Anderes sind als geordnete Verbindungen von ausserordentlich zahlreichen, zu verschiedenen Zwecken angepassten Zellen, entstanden durch vielmals wiederholte Theilung der befruchteten Eizelle. Eine zweite Grundlage ist die sich immer mehr Bahn brechende Vorstellung, dass die Zelle etwas ausserordentlich Complicirtes, d. h., dass sie selbst ein Elementarorganismus ist. Hierzu gesellt sich drittens die tiefere Erkenntniss des Befruchtungsvorganges, der Kernstructur und des Kerntheilungsprocesses, namentlich der Längsspaltung und Vertheilung der Kernsegmente, die Entdeckung der Verschmelzung des Ei- und Samenkerns, der Aequivalenz der männlichen und weiblichen Kernmasse und ihrer Vertheilung auf die Tochterzellen, der Einblick in die complicirten Processe der Ei- und Samenreife und der durch sie herbeigeführten Reduction der Kernsubstanz.

II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorieen.

Die neuen Zeugungstheorieen sind vor allen Dingen von Darwin (IX. 6), Spencer (IX. 26), und Nägeli (IX. 20), von mir (IX. 10—13) und Strasburger (IX. 27, 28), von Weismann (IX. 31—34) und de Vries (IX. 30) ausgearbeitet worden. In ihnen erscheint der schroffe Gegensatz, in welchem sich früher die Theorieen der Evolution und der Epigenese einander gegenüberstanden, in vieler Hinsicht vermittelt, so dass sie in einigen Beziehungen als eine Fortbildung evolutionistischer Ansichten, in anderen Beziehungen ebenso gut als eine tiefere Durchführung epigenetischer Ansichten bezeichnet werden können, wie der denkende Leser leicht herausfühlen wird. Von den alten aber unterscheiden sich die neuen Lehren, trotzdem sie nicht mehr als den Namen von Hypothesen verdienen, dadurch, dass sie sich auf einem reichen und wohl gesicherten Schatz zum Theil fundamentaler Thatsachen aufbauen.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich hier eine gesonderte Darstellung der Ansichten der oben genannten Forscher geben, die trotz Uebereinstimmung in vielen wesentlichen Dingen in Einzelheiten doch wieder weit auseinandergehen. Ich werde mich daher auf eine kurze Wiedergabe dessen, was mir die Quintessenz der modernen Zeugungs- und Entwicklungstheorieen zu sein scheint, beschränken.

Alle die zahlreichen Eigenschaften, welche in dem entwickelten Organismus wahrgenommen werden, sind in den Geschlechtsproducten als Anlagen enthalten. Sie werden von dem Erzeuger wieder auf das Zeugungsproduct übertragen und können insofern als dessen Erbmasse (Idioplasma, Nägeli) bezeichnet werden. Jede Zeugung und jeder Entwicklungsakt ist daher keine Neubildung, keine Epigenesis, sondern eine Umbildung, eine Verwandlung einer Anlage oder einer mit potentiellen Kräften ausgestatteten Substanz in einen entwickelten Organismus, der seinerseits wieder Anlagen erzeugt, ähnlich der Anlage, aus der er selbst hervorgegangen ist.

Bezeichnen wir den ausgebildeten Organismus als einen Makrokosmus, so stellt im Gegensatz zu ihm die Erbmasse einen Mikrokosmus dar,

zusammengesetzt au szahlreichen, gesetzmässig angeordneten, verschiedenartigen Stofftheilchen, die mit ihren eigenen besonderen Kräften ausgerüstet Träger der erblichen Eigenschaften sind. Wie Pflanze und Thier sich zuweilen in Milliarden von Elementartheilen, in die Zellen, zerlegen lassen, so ist jede Zelle selbst wieder aus sehr zahlreichen, kleinen, hypothetischen Elementartheilchen aufgebaut.

Darwin, Spencer, Nägeli, de Vries haben ihren hypothetischen Einheiten verschiedene Namen beigelegt, obwohl sie im Wesentlichen unter denselben Aehnliches verstehen. Darwin (IX. 6) nennt sie in seiner provisorischen Hypothese der Pangenesis Keimchen oder Gemmulae, Spencer (IX. 26) spricht in seinen Principien der Biologie von physiologischen Einheiten, Nägeli (IX. 20) von Idioplasmatheilchen oder Micellgruppen und de Vries (IX. 30) in Anlehnung an Darwins Pangenesis von Pangenen.

Was sind denn nun aber diese kleineren Elementareinheiten der Zellen, für welche ich im Folgenden das Wort Idioblasten gebrauchen will, in Anlehnung an Nägeli, welcher über die uns beschäftigenden Fragen nach meiner Meinung wohl die scharfsinnigsten Erörterungen angestellt hat?

Bei der Beantwortung der Frage ist im Auge zu behalten, dass sich eine scharfe Definition für den Begriff zur Zeit nicht geben lässt, in der Weise wie die Chemie und Physik ihre Atome und Moleküle zu definiren vermag. Wir bewegen uns auf einem noch sehr dunklen Gebiet, etwa wie die Naturforscher des vorigen Jahrhunderts, als sie für den thierischen Körper einen Aufbau aus Elementareinheiten nachzuweisen versuchten. Naturgemäss wird die Gefahr, auf Abwege zu gerathen, um so grösser werden, je mehr man beim Ausbau einer solchen Hypothese auf das Specielle einzugehen versucht. Ich werde mich daher so weit als möglich nur an die allgemeinsten Eigenschaften zu halten suchen.

Die hypothetischen Idioblasten sind die kleinsten Stofftheilchen, in welche sich die Erbmasse oder das Idioplasma zerlegen lässt, und welche in ihm in grosser Zahl und verschiedener Qualität enthalten sind. Sie sind je nach ihrer verschiedenen stofflichen Natur die Träger besonderer Eigenschaften und rufen durch directe Wirkung oder durch verschiedenartig combinirtes Zusammenwirken die unzähligen, morphologischen und physiologischen Merkmale hervor, welche wir an der Organismenwelt wahrnehmen. Sie lassen sich, um mich zweier Bilder zu bedienen, einmal den Buchstaben des Alphabeths vergleichen, die gering an Zahl, doch durch ihre verschiedene Combination Wörter und durch Combination von Wörtern wieder Sätze von verschiedenartigstem Sinn bilden. Oder sie sind den Tönen vergleichbar, durch deren zeitliche Aufeinanderfolge und gleichzeitige Combination sich unendliche Harmonieen erzeugen lassen.

„Wie die Physik und die Chemie," bemerkt de Vries, „auf die Moleküle und die Atome zurückgehen, so haben die biologischen Wissenschaften zu diesen Einheiten durchzudringen, um aus ihren Verbindungen die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären."

So denkt sich Nägeli „die Merkmale, Organe, Einrichtungen, Functionen, die alle uns nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, im Idioplasma in ihre wirklichen Elemente zerlegt." Als solche bezeichnet de Vries Stofftheilchen, welche das Vermögen besitzen, Chlorophyll oder Blumenfarbstoff, Gerbsäure oder ätherische Oele, und fügen wir weiter hinzu, Muskelsubstanz, Nervensubstanz etc. zu bilden.

Aehnliche Ideen sind in etwas anderer Fassung und von anderen Gesichtspunkten aus von Sachs (IX. 25) in seinem Aufsatz „Stoff und Form der Pflanzenorgane" ausgesprochen worden, wenn er sagt: „Man muss ebensoviele specifische Bildungsstoffe annehmen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind." Man muss sich vorstellen, dass „sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe jene Stoffmassen, mit denen sie gemischt sind, dazu bestimmen, in verschiedenen organischen Formen zu erstarren".

Während wir uns nur unsicher zur Zeit ausdrücken können, wenn es sich darum handelt, die specifische Natur eines einzelnen Idioblasten anzugeben, können wir dagegen bestimmtere Schlüsse hinsichtlich einiger ihrer allgemeinen Eigenschaften ziehen.

Es lässt sich erstens leicht als eine Denknothwendigkeit erweisen, dass die hypothetischen Idioblasten das Vermögen besitzen müssen, gleich den höheren Elementareinheiten, den Zellen, sich durch Theilung zu vervielfältigen. Denn vom Ei erhält ja jede Theilhälfte und von dieser wieder jede folgende Tochterzelle Stofftheilchen zuertheilt, welche die Träger specifischer Eigenschaften sind; also muss eine Vermehrung derselben während des individuellen Entwicklungsprocesses stattfinden; sie müssen fortgesetzt theilbar sein und müssen daher auch das Vermögen eigenen Wachsthums besitzen, ohne welche fortgesetzte Theilbarkeit selbstverständlicher Weise nicht denkbar ist. Mit logischer Consequenz nehmen daher Darwin, Nägeli und de Vries Wachsthum und Theilbarkeit für ihre Keimchen, ihre Idioplasmatheilchen und ihre Pangene an.

Die Annahme der Theilbarkeit gestattet uns noch einen zweiten Schluss über die Natur der Idioblasten zu ziehen, den Schluss nämlich, dass sie ihrem Wesen nach mit den Atomen und Molekülen der Chemie und Physik nicht identisch sein können; denn die ersteren sind untheilbar, die letzteren zwar zerlegbar, aber nur in Theile, welche nicht mehr die Eigenschaften des Ganzen besitzen. Ein bestimmtes Eiweissmolekül kann nicht wachsen, ohne seine Natur zu verändern; denn wenn es sich neue Atomgruppen anlagert, tritt es in neue Verbindungen ein, wodurch sein früheres Wesen aufgehoben wird, und ebenso wenig kann es in zwei gleichartige Eiweissmoleküle zerfallen, da jede Theilung des Moleküls ungleichwerthige Atomgruppen liefert. Daher sind die Idioblasten nicht identisch mit den von Elsberg und Häckel (IX. 8b) angenommenen Plastidulen. Denn letztere besitzen nach Häckel einmal alle die physikalischen Eigenschaften, welche die Physik den Molekülen oder den zusammengesetzten Atomen überhaupt zuschreibt, ausserdem aber noch besondere Attribute, welche ihnen ausschliesslich eigenthümlich sind, nämlich „die Lebenseigenschaften, durch welche sich überhaupt das Lebendige vom Todten, das Organische vom Anorganischen unterscheidet".

Unsere Einheiten, die Keimchen Darwins, die Pangene von de Vries, die physiologischen Einheiten von Spencer müssen somit zusammengesetztere Einheiten, wenigstens Molekülgruppen sein. In dieser Grundanschauung stimmen alle eben genannten Forscher überein. So bemerkt Spencer: „Es scheint nichts Anderes übrig zu bleiben, als anzunehmen, dass die chemischen Einheiten sich zu Einheiten unendlich viel complicirterer Art zusammenthun, als sie selbst sind, so complicirt sie auch sein mögen, und dass in jedem Organismus die durch eine solche weitere Verbindung hoch zusammengesetzter Moleküle erzeugten physiologischen Einheiten einen mehr oder weniger verschiedenen Charakter besitzen."

Wenn wir uns auf den Standpunkt der früher besprochenen Nägeli'schen Hypothese von der Molekularstructur organisirter Körper stellen, so können wir uns mit Nägeli von der Beschaffenheit der Idioblasten folgende Vorstellung bilden. „Ebenso wenig wie Moleküle, können sie einzelne Micellen (krystallinische Molekülgruppen) sein, denn wenn diese auch als Gemenge von verschiedenen Albuminatmodificationen ungleiche Eigenschaften besässen, so würde ihnen doch die Fähigkeit, sich zu vermehren und neue gleiche Micellen zu bilden, mangeln. Wir finden alle Bedingungen für die Beschaffenheit der Keimchen bloss in unlöslichen und festverbundenen Gruppen von Albuminatmicellen; nur diese können vermöge ihrer ungleichen Anordnung alle erforderlichen Eigenschaften annehmen und vermittelst Einlagerung von Micellen in beliebigem Maasse wachsen und durch Zerfallen sich vermehren. Die Pangenesiskeimchen müssen also kleine Mengen von Idioplasma sein."

An die vorstehende Erörterung lässt sich die Frage anknüpfen: welche Vorstellung können wir uns von der Grösse und Zahl der in einer Gesammtanlage enthaltenen Idioblasten machen?

Was die Grösse betrifft, so müssen jedenfalls die Idioblasten ausserordentlich klein sein, da in dem winzigen Samenfaden alle erblichen Anlagen eines hoch zusammengesetzten Organismus vorhanden sein müssen. Nägeli hat denn versucht, sich auf Grund von Berechnungen eine ungefähre Vorstellung über diesen wichtigen Punkt zu machen. Er geht von der Annahme aus, dass die hypothetische Formel der Chemiker mit 72 Atomen Kohlenstoff (C 72 H 106 N 18 SO 22) nicht das Eiweissmolekül, sondern ein aus mehreren Molekülen krystallinisch gebautes Micell darstellt. Das absolute Gewicht desselben beträgt den trillionsten Theil von 3,53 mg. Das specifische Gewicht des trockenen Eiweisses ist 1,344. Daraus folgt, dass 1 Cubikmikromillimeter nahezu 400 Millionen Micellen einschliesst. Das Volum eines solchen Micells berechnet Nägeli auf Grund einiger weiterer Voraussetzungen auf 0,0000000021 C.-Mik. Unter der Voraussetzung ferner, dass die Micellen prismatisch und bloss durch zwei Schichten von Wassermolekülen überall getrennt sind, würden auf einem Flächenraum von 0,1 Q.-Mik. 25 000 Micellen Platz finden. In einem Körperchen von der Grösse eines Samenfadens würden daher immerhin eine beträchtliche Menge gruppenweise vereinter Micellen oder Idioblasten Platz haben können. Nach dieser Richtung stösst die vorgetragene Theorie auf keine Schwierigkeiten.

Logische Denkoperationen gewinnen für die Naturforschung um so mehr an Werth, als sich zeigen lässt, dass sie mit wahrnehmbaren Thatsachen in Harmonie stehen. Zu Gunsten der oben gemachten Annahme, dass die Idioblasten sich durch Wachsthum und Selbsttheilung vermehren, lassen sich denn auch folgende Beobachtungen geltend machen:

Die Fähigkeit der Selbsttheilung kommt nicht nur der einzelnen Zelle als dem Elementarorganismus zu, sondern nachgewiesenermaassen kleinen, in der Zelle eingeschlossenen, besonderen Stoffmengen. So vermehren sich durch Einschnürung die Chlorophyll-, Stärke- und Farbstoffbildner; die an der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren stehenden Polkörperchen betheiligen sich an der Kernsegmentirung durch Einschnürung; die Kernsegmente selbst zerfallen durch Längsspaltung in Tochtersegmente, und dies beruht, wie man vielfach annimmt, darauf, dass im Mutterfaden qualitativ verschiedene Einheiten, Mutterkörner, hinter einander aufgereiht sind, welche sich in zwei Tochterkörner einschnüren und sich dann auf die Tochtersegmente gleichmässig vertheilen.

Wenn es sich bei allen diesen Theilungen auch nicht um Idioblasten handelt, für welche wir eine viel geringere Grösse angenommen haben, so dürfen wir doch in ihnen Idioblastengruppen erblicken. Das Werthvolle der angeführten Beobachtungen für unsere Theorie besteht darin, dass sie uns lehren, wie in der Zelle kleine Stoffmengen selbständig wachsen und sich durch Theilung vervielfältigen können.

Endlich sei noch eine letzte Annahme der Idioblastentheorie kurz berührt.

Wenn aus einer Summe einzelner Anlagen ein bestimmter Organismus zu Stande kommen soll, müssen die einzelnen Anlagen während des Entwicklungsprocesses sich in einer regelmässigen Folge entfalten. Aus Buchstaben entstehen Worte und aus Wörtern bestimmte Sätze mit einem logischen Inhalt, und desgleichen entstehen aus Einzeltönen Harmonieen und ganze Tonwerke nur durch zweckentsprechende Verknüpfung der Grundelemente. So müssen wir denn auch annehmen, dass in der Gesammtanlage die zahlreichen Idioblasten in einer gesetzmässigen Zusammenordnung enthalten sind. Hier liegt der für unsere Vorstellung mit den grössten Schwierigkeiten verbundene Theil der Theorie.

Im Vorhergehenden sind einige logische Grundlagen für eine molekularphysiologische Zeugungs- und Vererbungstheorie hauptsächlich im Anschluss an Nägeli entwickelt worden. Es wird Sache der zukünftigen Forschung sein, durch Beobachtung und Experiment Beweismaterial für die Richtigkeit der einzelnen Annahmen herbeizuschaffen und dadurch das Gedankengebäude mit sinnlich wahrnehmbaren und daher der Beobachtung und dem Experiment zugänglichen Verhältnissen in Beziehung zu setzen. Ebenso wie der physiologische Gedanke von dem Aufbau der Organismenwelt aus Elementareinheiten und von der darauf begründeten Uebereinstimmung in der Structur der Pflanzen und Thiere einen realen Inhalt in dem Erfahrungsschatz der Zellen- und Protoplasmatheorie gewonnen hat, so muss ein entsprechender Zustand auch für die Vererbungstheorie erstrebt werden. Mehrere Versuche sind auch bereits schon in dieser Richtung gemacht worden. Sie knüpfen an die bei der Befruchtung der Thiere, Pflanzen und Infusorien beobachteten Erscheinungen an.

III. Der Kern als Träger der erblichen Anlagen.

Strasburger und ich haben, veranlasst durch das Studium des Befruchtungsprocesses und daran angeknüpfte theoretische Erwägungen, die Hypothese aufgestellt, dass die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind, und haben der Kernsubstanz dadurch eine vom Protoplasma verschiedene Aufgabe zuertheilt. Kurze Zeit vorher war schon Nägeli (IX. 20) lediglich auf Grund logischer Erwägungen zu der Annahme gezwungen worden, in den Geschlechtszellen zwei ihrem Wesen nach verschiedene Arten von Protoplasma zu unterscheiden, eine Art, welche in genau gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in grossen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprocesse abspielen. Die erstere bezeichnet er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Für die erstere nimmt

er ein festeres Gefüge mit gesetzmässiger Verbindung der Micellen, für die letztere einen grösseren Wasserreichthum und eine mehr lockere Aneinanderfügung der Micellen an. Das Idioplasma lässt er als ein feines Netzwerk im ganzen Zellkörper verbreitet sein.

Wer überhaupt die logische Berechtigung für die Annahme eines besonderen Idioplasma zugiebt, wird sich dem jetzt genauer zu begründenden Gedankengang, dass die Kernsubstanz die Erbmasse sei, nicht entziehen können. Auch hat diese Theorie den nicht zu unterschätzenden Vorzug, der rein logischen Construction von Nägeli, welche als solche der Beobachtung unzugänglich und daher nicht fortbildungsfähig, also auf die Dauer unfruchtbar ist, einen realen Inhalt gegeben und sie dadurch in das Bereich der Beobachtung und weiterer wissenschaftlicher Discussion hineingezogen, sie also fruchtbar gemacht zu haben.

Für die Hypothese, dass der Kern der Träger der erblichen Anlagen ist, lassen sich vier Gesichtspunkte geltend machen.

1. Die Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse.
2. Die gleichwerthige Vertheilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.
3. Die Verhütung der Summirung der Erbmasse.
4. Die Isotropie des Protoplasma.

1) Die Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse.

Es ist ein als Wahrheit sich von selbst aufdrängender und daher gleichsam als Axiom verwerthbarer Gedanke, dass Ei- und Samenzelle zwei einander entsprechende Einheiten sind, von denen eine jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist und jede daher gleichviel Erbmasse dem Kind überliefert. Das Kind ist im Allgemeinen ein Mischproduct seiner beiden Eltern; es empfängt von Vater und Mutter gleiche Mengen von Idioblasten oder wirksamen Theilchen, welche Träger der vererbbaren Eigenschaften sind.

Nun gleichen sich aber nur bei den allerniedrigsten Organismen die Geschlechtszellen in ihrer Grösse und stofflichen Zusammensetzung; bei den höheren Organismen bieten sie in beiden Beziehungen die gewaltigsten Unterschiede dar, so dass in extremen Fällen ein thierischer Samenfaden kaum den hundertmillionsten Theil eines Eies oder sogar noch viel weniger ausmacht. Es ist wohl nicht denkbar, dass die Träger der Anlagen, die a priori nach Zahl und Eigenschaften als gleichwerthig angenommen werden mussten, derartige Differenzen in ihrem Volum darbieten können. Dagegen erklärt sich die Thatsache, dass zwei an Masse ganz verschiedene Zellen die gleiche Vererbungspotenz besitzen, in sehr einfacher Weise durch die Annahme, dass in ihnen Substanzen von sehr verschiedenem Werth für die Vererbung, idioblastische und nicht idioblastische, neben einander enthalten sind.

Hieraus erwächst für uns die Aufgabe, im Ei und Samenfaden das Idioplasma aufzusuchen und von den übrigen Substanzen zu sondern.

Zunächst wird von vornherein kein Zweifel darüber bestehen, dass die im Ei eingeschlossenen Reservestoffe, Fettkügelchen, Dotterplättchen etc. in die Kategorie der für die Vererbung unwirksamen Keimstoffe zu rechnen sind. Wenn wir von denselben aber auch ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwerthig hinsichtlich der Menge

ihrer übrigen Bestandtheile. Denn auch das Protoplasma einer grossen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse ausserordentlich viel mehr als die Gesammtsubstanz eines Samenfadens; es entspricht daher gleichfalls nicht der oben gestellten Bedingung. Derselben genügt nur ein Theil der Ei- und Samenzelle; das ist ihre Kernsubstanz.

Das Studium der Befruchtungserscheinungen im Thier- und Pflanzenreich liefert hierfür die untrüglichsten Beweise.

Wie im siebenten Capitel beschrieben wurde, besteht das Wesen des Befruchtungsprocesses darin, dass ein vom Samenfaden und ein von der Eizelle abstammender Kern, ein Samenkern und ein Eikern, ein jeder begleitet von seinen Centralkörperchen, sich zusammenlegen und zu einem Keimkern verschmelzen, von dem in weiterer Folge durch vielmals wiederholte Theilprocesse alle Kerne des entwickelten Organismus abstammen. Bei den Infusorien legen sich sogar zwei Individuen nur vorübergehend aneinander, um die Wanderkerne auszutauschen, welche darauf mit den stationären Kernen der Paarlinge verschmelzen.

Soweit die genaueste Beobachtung zeigt, liefern Ei- und Samenkern völlig gleichwerthige Stoffmengen zur Bildung des Keimkerns, und zwar gleich viel Polsubstanz, die ich den Kernbestandtheilen hinzurechne, und gleich viel Nucleïn.

Die Gleichwerthigkeit der Polsubstanz hat Fol (VII 14) bewiesen. Für die Gleichwerthigkeit des Nucleïns sprechen in unwiderleglicher Weise die Beobachtungen van Benedens (VI. 4b) über den Befruchtungsprocess von Ascaris megalocephala.

Wir ziehen somit aus den Thatsachen der Befruchtungslehre den wichtigen Schluss:

Da bei der Befruchtung die Kernsubstanzen (Nucleïn und Polsubstanz) die einzigen an Masse äquivalenten Stoffe sind, die sich zu einer neuen Anlage, dem Keimkern, vereinigen, so können sie auch allein die von den Eltern auf das Kind übertragenen Erbmassen sein. Wie sich hierbei Nucleïn und Polsubstanz zum Problem des Idioplasma verhalten, entzieht sich wohl zur Zeit einer Beantwortung.

2) Die gleichwerthige Vertheilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.

Eine gleichmässige Vertheilung der sich vermehrenden Erbmasse zwischen den Descendenten der Eizelle wird durch zahlreiche Thatsachen der Zeugung und Regeneration unumgänglich verlangt: zuerst durch die einfache Thatsache, dass jeder Organismus wieder zahlreiche Ei- oder Samenzellen hervorbringt, die wieder dieselbe Erbmasse in der gleichen Menge enthalten, wie die Geschlechtszellen, aus denen er entstanden ist.

Zweitens wird diese Annahme nothwendig gemacht durch die Beobachtung, dass bei vielen Pflanzen und ebenso auch bei vielen niederen Thieren fast jeder kleinste Zellencomplex des Körpers im Stande ist, das Ganze aus sich zu reproduciren.

Wird das Moospflänzchen Funaria hygrometrica zu einem feinen Brei zerhackt, so lässt sich auf feuchter Erde aus jedem kleinsten Fragment wieder ein ganzes Moospflänzchen züchten. Die Süsswasserhydra lässt sich in kleine Stückchen zerschneiden, von denen sich jedes wieder zu einer ganzen Hydra mit allen ihren Eigenschaften umbildet. Bei einem Baum können sich an den verschiedensten Stellen durch

Wucherung vegetativer Zellen Knospen bilden, die zu einem Spross auswachsen, der, vom Ganzen abgetrennt und in Erde verpflanzt, sich bewurzelt und zu einem vollständigen Baum wird. Bei Cölenteraten, manchen Würmern und Tunicaten ist die ungeschlechtliche Vermehrung auf vegetativem Wege eine ähnliche, da fast an jeder Stelle des Körpers eine Knospe entstehen und zu einem neuen Individuum werden kann. Bei Bougainvillea ramosa zum Beispiel (Fig. 168) entwickeln sich neue Individuen nicht nur als Seitenzweige des Hydroidenstöckchens, sondern auch aus Stolonen, die wurzelartig sich auf irgend einer Unterlage ausbreiten und zur Befestigung des Stöckchens dienen.

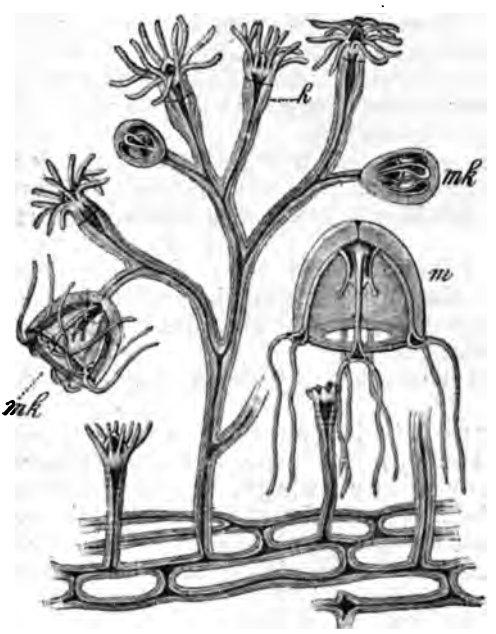


Fig. 168. Bougainvillea ramosa. Aus LANG.

h Hydranthen, welche Medusenknospen *(mk)* erzeugen (Amme). *m* Losgelöste Meduse Margelis ramosa.

Drittens zeigen viele Vorgänge der Regeneration oder Wiedererzeugung verloren gegangener Theile, dass in der Zelle ausser den offenbar gewordenen Eigenschaften auch noch andere, latente Eigenschaften schlummern, welche durch die abnormen Bedingungen zur Entfaltung gebracht werden können.

Ein abgeschnittener und ins Wasser gestellter Weidenzweig entwickelt wurzelbildende Zellen an seinem unteren Ende, und so wird hier von Zellen, die im Plane des ursprünglichen Ganzen eine sehr abweichende Function zu erfüllen hatten, eine den neuen Bedingungen entsprechende Aufgabe übernommen, ein Beweis, dass die Anlage dazu in ihnen gegeben war. Und so können sich umgekehrt auch aus abgeschnittenen Wurzeln Laubsprosse bilden, die dann zu ihrer Zeit selbst männliche und weibliche Geschlechtsproducte hervorbringen. In diesem Fall stammen also direct aus Zellbestandtheilen einer Wurzel Geschlechtszellen ab, die als solche wieder zur Reproduction des Ganzen dienen. Aehnliche Verhältnisse zeigen nach den Untersuchungen von Loeb (IX, 17) einzelne Hydroidpolypen.

Die Botaniker hängen zum grössten Theil der Lehre an, die kürzlich noch de Vries (IX. 30) gegen Weismann vertheidigt und in den Satz zusammengefasst hat, dass alle oder doch weitaus die meisten Zellen des Pflanzenkörpers die sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Art im latenten Zustand enthalten. Dasselbe lässt sich auf Grund von Thatsachen von niedrigen thierischen Organismen sagen. Für höhere Thiere kann man den Beweis allerdings nicht führen; deswegen ist man aber nicht zu der Folgerung gezwungen, dass die Zellen der höheren und niederen Orga-

nismen insofern verschieden wären, als die letzteren alle Eigenschaften der Art im latenten Zustand, also die Gesammtheit der Erbmasse, die ersteren dagegen nur noch Theile von ihr enthielten. Denn ebenso nahe liegt der Schluss, dass bei den höheren Thieren das Unvermögen der meisten Zellen, latente Eigenschaften zu entfalten, an den äusseren Bedingungen liegt, z. B. an der zu grossen Differenzirung des Zellkörpers, in welche die Erbmasse eingeschlossen ist, und an anderen derartigen Verhältnissen.

Kein geringerer als Johannes Müller (IX. 18) hat schon die Frage aufgeworfen: „Wie kommt es, dass gewisse Zellen der organischen Körper, den anderen und der ersten Keimzelle gleich, doch nichts erzeugen können, als ihres Gleichen, d. h. Zellen, aber keineswegs der Keim zu einem ganzen Organismus werden können? wie die Hornzellen zwar neben sich durch Aneignung der Materie neue Hornzellen, die Knorpelzellen neue Knorpelzellen in sich bilden, aber keine Embryonen oder Knospen werden können?“ Und er hat auf diese Frage geantwortet: „Dieses kann davon abhängen, dass diese Zellen, wenngleich die Kraft zur Bildung des Ganzen enthaltend, doch durch eine specielle Metamorphose ihrer Substanz in Horn und dergleichen eine solche Hemmung erfahren haben, dass sie sowohl bald ihre Keimkraft am Stammorganismus verlieren und todt geworden sich abschuppen, als auch, vom Stamm des Ganzen getrennt, nicht wieder Ganzes werden können.“

Mag man indessen über die Verhältnisse bei den höheren Thieren denken wie man will, für unsere Zwecke genügt schon vollständig die Erkenntniss, dass bei den Pflanzen und bei niederen Thieren alle vom Ei abstammenden Zellen in gleichen Verhältnissen Erbmasse enthalten. Dieselbe muss daher vor jeder Theilung in den Zellen sich durch Wachsthum auf das Doppelte vermehren. Alle Idioblasten müssen sich theilen und müssen dann in qualitativ und quantitativ gleichen Beträgen auf die Tochterzellen übertragen werden.

Denselben Gesichtspunkt hat Nägeli entwickelt (IX. 20 S. 531), indem er erklärt: „Das Idioplasma zerfällt, indem es sich fortwährend im entsprechenden Maasse vermehrt, bei den Zelltheilungen, durch welche der Organismus wächst, in ebenso viele Partieen, die den einzelnen Zellen zukommen.“ Daher ist „jede Zelle des Organismus idioplasmatisch befähigt, zum Keim für ein neues Individuum zu werden. Ob diese Befähigung sich verwirklichen kann, hängt von der Beschaffenheit des Ernährungsplasmas ab“.

Wenn wir von diesem zweiten Gesichtspunkte aus die Lebensprocesse der Zellen überblicken, so kann es wohl wiederum keinem Zweifel unterliegen, dass von allen uns bekannten Zelltheilen die Kernsubstanz allein allen geltend gemachten Bedingungen und zwar in vollem Maasse genügt.

In allen Elementartheilen bei Pflanzen und Thieren zeichnet sich der Kern durch eine überraschende Gleichförmigkeit aus: Wenn wir von einzelnen Ausnahmen absehen, die eine besondere Erklärung erheischen, erscheint uns der Kern in allen Elementartheilen desselben Organismus immer nahezu in derselben Form und Grösse, während das Protoplasma an Masse ausserordentlichem Wechsel unterworfen ist. In einer Endothelzelle, einem Muskel- oder Sehnenkörperchen, ist der Kern nahezu ebenso beschaffen und ebenso substanzreich, wie in einer Epidermis-, einer

Leber- oder Knorpelzelle, während in dem ersten Falle das Protoplasma nur noch in Spuren nachweisbar, im letzteren reichlicher vorhanden ist.

Aber wichtiger als dies, sind die so auffälligen, complicirten Erscheinungen des Kerntheilungsprocesses, die im Lichte unserer Theorie erst eine tiefere Bedeutung gewinnen und dem Verständniss erschlossen werden. Die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen, aneinander gereihten Mikrosomen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbirung der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Vertheilung auf die Tochterkerne hat doch offenbar keinen anderen Zweck, als die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften zu zerlegen und den Tochterzellen zuzutheilen.

Sehr treffend hat schon Roux, von andern Gesichtspunkten als den oben ausgeführten ausgehend, „die Kerntheilungsfiguren als Mechanismen bezeichnet, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloss seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen." „Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die Theilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der andern Tochterzelle sicher überzuführen." Vertauschen wir in diesem Satz das Wort „Mutterkorn" mit dem Wort „Idioblast", so haben wir den Process der Kernsegmentirung mit der Vererbungstheorie in Verbindung gesetzt.

Bei der Bedeutung der Kernsubstanz als Erbmasse begreift es sich auch, warum dieselbe den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels, wie sie sich im Protoplasma abspielen, mehr entzogen und zum besseren Schutz in so auffälliger Weise in ein mit besonderer Membran versehenes Bläschen eingeschlossen worden ist.

3) Die Verhütung der Summirung der Erbmassen.

Als ein sehr wichtiges Moment in der Beweisführung betrachte ich den dritten Punkt, nämlich die Verhütung der Summirung der Erbmassen bei der geschlechtlichen Zeugung.

In Folge des Wesens des Kerntheilungsprocesses erhält jede Zelle dieselbe Quantität Kernsubstanz wie die befruchtete Eizelle *A*. Wenn daher zwei ihrer Descendenten als Geschlechtszellen sich wieder vereinigten, so müsste das Zeugungsproduct *B* die doppelte Kernmasse erhalten, als die Zelle *A* besass, die uns zum Ausgang diente. Erfolgte eine neue Copulation in der dritten Generation, so müsste *C* wieder die doppelte Kernmasse von *B* oder die vierfache von *A* erhalten, und so würde bei jeder neuen Zeugung durch den Befruchtungsprocess die Kernmasse in geometrischer Progression anwachsen. Ein solches Anwachsen muss daher in der Natur durch irgend einen Vorgang in besonderer Weise verhindert werden.

Dieselbe Betrachtung ist auf das Idioplasma anwendbar, wenn dasselbe in voller Masse auf jede Zelle vererbt und jedes Mal durch den Befruchtungsakt verdoppelt werden würde. An und für sich würde zwar dadurch seine Natur nicht verändert werden. Denn anstatt zwei Mal würden alle einzelnen Anlagen vier Mal, acht Mal und noch mehr vertreten sein. So würde bei Zunahme der Quantität die Qualität immer dieselbe bleiben. Aber es liegt auf der Hand, dass die Massenzunahme nicht eine unbegrenzte sein kann. Auch Nägeli und besonders Weis-

mann haben diese Schwierigkeit hervorgehoben und nach einer Erklärung gesucht.

„Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung", bemerkt Nägeli, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasmas sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, dass sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoid Platz fänden. Es ist also durchaus nothwendig, dass bei der digenen Fortpflanzung die Vereinigung der elterlichen Idioplasmakörper erfolge, ohne eine den vereinigten Massen entsprechende, dauernde Vergrösserung dieser materiellen Systeme zu verursachen." Nägeli sucht diese Schwierigkeit durch die Annahme zu beseitigen, dass das Idioplasma aus Strängen bestehe, die er in besonderer Weise so miteinander verschmelzen lässt, dass der Querschnitt des Verschmelzungsproductes derselbe wie im einfachen Faden bleibt, dagegen eine Zunahme in der Länge erfolgt (IX. 20 Seite 224).

Namentlich aber hat sich Weismann (IX. 32—34) mit dem hier aufgeworfenen Problem eingehend beschäftigt und darzuthun versucht, dass eine Summirung der Erbmasse durch einen Reductionsprocess verhütet werde, durch welchen sie jedesmal vor der Befruchtung auf die Hälfte verkleinert werde. Er hält die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduction so sicher begründet, „dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müssten, wenn sie in den von ihm so gedeuteten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten".

Weismann ist allerdings zu dieser Forderung durch Anschauungen über die Natur des Idioplasma geführt worden, welche sich mit den hier entwickelten nicht decken. Sie sind von ihm als Ahnenplasmatheorie zusammengefasst worden, auf deren wesentliche Gesichtspunkte ich später zurückkommen werde.

Es führen also die Untersuchungen des Befruchtungsprocesses und der Kerntheilung einerseits, logische Erwägungen über die Verschmelzung zweier Erbmassen und ihre Vertheilung auf die Zellen andererseits zu derselben Forderung, dass eine Summirung dort der Kernsubstanz, hier der Erbmassen verhindert werden müsse. Die Uebereinstimmung spricht gewiss in hohem Maasse für die Annahme, dass die Kernsubstanz selbst die gesuchte Erbmasse ist, zumal wenn sich bei der Kernverschmelzung Vorgänge nachweisen lassen, durch welche in recht augenfälliger Weise der als nothwendig erkannten Forderung entsprochen wird.

Um zu verhüten, dass durch die Addition zweier an Masse gleichwerthiger Theile das Product an Masse nicht mehr beträgt, als einer der Theile für sich, kann man a priori wohl nur zwei Wege einschlagen. Entweder man halbirt vorher die zu vermischenden Theile, oder man halbirt das durch die Vermischung erhaltene Product. Die Natur scheint sich beider Verfahren beim Befruchtungsprocess bedient zu haben.

Das eine Verfahren findet sich bei phanerogamen Pflanzen und bei Thieren durchgeführt. Bei der Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte wird durch den auf Seite 189 ausführlicher beschriebenen Process der Reductionstheilung die Kernmasse der Ei- und Samenmutterzelle auf vier Enkelzellen so vertheilt, dass jede von ihnen nur noch die halbe Kernmasse einer gewöhnlichen Zelle und in entsprechender Weise auch nur die halbe Zahl von Kernsegmenten erhält.

Das zweite Verfahren sehe ich bei dem Befruchtungsprocess von

Closterium verwirklicht. Hier theilt sich nach den Beobachtungen von Klebahn (VII. 27) der durch Verschmelzung zweier Kerne entstandene Keimkern sofort zweimal hintereinander, wie bei der Bildung der Polzellen, ohne in ein Ruhestadium einzutreten. Von den vier bläschenförmigen Kernen gehen zwei zu Grunde, so dass jede Theilhälfte der ersten Mutterzelle nur einen Kern erhält, der anstatt die Hälfte, wie bei einer Normaltheilung, nur ein Viertel der Substanz des Keimkerns besitzt. (Siehe die Darstellung und Abbildungen auf Seite 224.)

Wenn unserer Annahme nach Kernmasse und Erbmasse ein und dasselbe sind, so würde sich aus dem Process der Reductionstheilung die Folgerung nothwendig ergeben, dass die Erbmasse bis zu einem gewissen Grade theilbar ist, ohne ihre Eigenschaft, aus sich das Ganze zu reproduciren, zu verlieren. Es fragt sich, in wie weit sich diese Auffassung rechtfertigen lässt.

Weismann und ich, welche wir beide die Nothwendigkeit einer Massenreduction betonen, sind im Einzelnen zu sehr verschiedenen Auffassungen gekommen.

In seiner Ahnenplasmatheorie geht Weismann von der Voraussetzung aus, dass in der Erbmasse sich die väterlichen und mütterlichen Antheile getrennt erhalten und Einheiten bilden, die er Ahnenplasmen nennt. Für dieselben nimmt er einen sehr verwickelten Bau und eine Zusammensetzung aus ungemein zahlreichen, biologischen Einheiten an. Bei jeder neuen Befruchtung kommen nun immer zahlreichere Ahnenplasmen zusammen. Wenn wir uns an den Anfang des ganzen Befruchtungsprocesses zurückversetzen, so müssen schon bei der zehnten Generation 1024 verschiedene Ahnenplasmen in die Zusammensetzung der Erbmasse eingegangen sein. Damit aber die Gesammtmasse der letzteren bei jeder Befruchtung nicht auf das Doppelte anwachse, lässt Weismann auf den Anfangsstufen des Befruchtungsprocesses die Ahnenplasmen theilbar sein und jedes Mal auf die Hälfte verkleinert der folgenden Generation überliefert werden, „zuletzt aber muss einmal", so wird weiter gefolgert, „eine Grenze dieser steten Verkleinerung der Ahnenplasmen erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nöthig ist, damit alle „Anlagen" des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat."

Von diesem Zeitpunkt an, der übrigens bei niedrigen, sich rasch vermehrenden Organismen in wenigen Jahren erreicht sein würde, müsste in Folge der nicht mehr möglichen Verkleinerung der Ahnenplasmen wieder eine Summirung der Erbmassen durch jede neue Befruchtung herbeigeführt werden, wenn nicht eine neue Einrichtung getroffen würde. Eine solche findet Weismann darin, dass jetzt bei der Reife der Geschlechtsproducte vor der Befruchtung jedes Mal die Hälfte der Ahnenplasmen aus der Erbmasse ausgestossen werde (Polzellenbildung). An Stelle der Theilbarkeit der einzelnen Ahnenplasmen also tritt von dem Zeitpunkt an, wo sie zu nicht mehr theilbaren Einheiten geworden sind, die Theilbarkeit der Zahl der Ahnenplasmen.

So gestaltet sich nach den Annahmen von Weismann die Erbmasse zu einem ausserordentlich complicirten Mosaikwerk, zusammengesetzt aus zahllosen, ihrer Natur nach untheilbaren und mit anderen nicht mischbaren Einheiten, den Ahnenplasmen, von denen jedes wieder zusammengesetzt ist aus zahlreichen Anlagen, die zur Hervorrufung eines vollständigen Individuums nothwendig sind.

Demnach würde jede Erbmasse ihrer Zusammensetzung nach zahllose Individuen aus sich hervorbringen müssen, wenn jedes Ahnenplasma activ werden könnte. Das Wesen des Befruchtungsvorganges gestaltet sich zu einer Zusammensetzung und Eliminirung von Ahnenplasmen. Eine weitere Consequenz der Ahnenplasmatheorie ist die Häufung gleichwerthiger Anlagen in der Erbmasse. Denn als Glieder einer Art sind die zeugenden Individuen einander in ihren Eigenschaften, von geringen individuellen Färbungen abgesehen, wesentlich gleich. Alle Ahnenplasmen müssen daher wesentlich dieselben Anlagen enthalten. Dieselben Anlagen werden in der Erbmasse so vielmals vertreten sein, als die Zahl der Ahnenplasmen beträgt, wobei die meisten einander gleich sind, einige diese oder jene Nüance darbieten. Alle diese gleichartigen oder nüancirten Anlagen aber würden in keiner directen Beziehung zu einander stehen, da sie bei der angenommenen Untheilbarkeit der Ahnenplasmen integrirende Bestandtheile derselben bleiben müssen.

Durch die Ahnenplasmatheorie von Weismann wird die Frage der Vererbung anstatt vereinfacht, complicirt gemacht, und dies lediglich der Annahme zu Liebe, dass die väterlichen und die mütterlichen Erbmassen nicht miteinander mischbar seien.

Ich sehe ein Verdienst der Weismann'schen Construction darin gezeigt zu haben, zu welchen Schwierigkeiten gerade diese Annahme führt. Dieselbe erscheint aber völlig überflüssig; weder Nägeli noch de Vries machen sie, setzen vielmehr eine Mischbarkeit der in den zwei Erbmassen enthaltenen Einheiten voraus. Auch ich kann mir den Process erblicher Uebertragung nicht anders vorstellen, als dass die Idioblasten väterlicher und mütterlicher Herkunft sich nicht mehr als Theile zweier getrennter Anlagen forterhalten, sondern sich in irgend einer Weise zu einer Mischanlage vereinigen.

Wie lässt sich dann bei dieser Voraussetzung die durch die geschlechtlichen Zeugungsacte bedingte Summirung der Erbmasse verhüten? Ich glaube, dass sich nicht die geringste Schwierigkeit erhebt, wenn wir eine Theilbarkeit der ganzen Erbmasse annehmen. Diese Annahme hat ja auch Weismann für die Anfänge der geschlechtlichen Zeugung gemacht, da sonst eine Summirung der Ahnenplasmen, ohne eine Zunahme der Erbmasse zu veranlassen, überhaupt nicht hätte eintreten können.

Theilbar kann aber die Erbmasse, ohne ihr Wesen zu verändern, nur sein, wenn in ihr die einzelnen Idioblasten in mehrfacher Anzahl vorhanden sind. Da nun die Kinder aus zwei nahezu gleichwerthigen Anlagecomplexen der Eltern hervorgehen, so werden in der kindlichen Anlage gleichwerthige Idioblasten wenigstens in doppelter Zahl vertreten sein müssen. Es steht aber auch nichts im Wege, anstatt einer doppelten Zahl eine vier-, acht- oder allgemein gesagt überhaupt eine mehrfache Zahl gleichwerthiger Idioblasten in der Erbmasse vorauszusetzen. Dann ist aber eine Massenreduction, ohne die Natur des Idioplasma selbst zu verändern, selbstverständlicher Weise möglich in der Art, wie sie bei der Reife der Geschlechtsproducte beobachtet wird, und sind weitere complicirte Hülfshypothesen überflüssig.

Um die sogenannten Rückschläge bei der Vererbung zu erklären, kommt man auch ohne die Annahme von Ahnenplasmen aus; denn wie wir später sehen werden, können sich Anlagen latent erhalten.

4) Die Isotropie des Protoplasma.

Von manchen Seiten ist versucht worden, dem ganzen Ei eine Organisation zuzuschreiben der Art, dass es aus kleinsten Theilchen zusammengesetzt sei, die in ihrer räumlichen Anordnung Organen des erwachsenen Thieres entsprechen und die Anlagen derselben darstellen. Am klarsten ist die Auffassung von His für das Hühnerei formulirt worden in seinem Princip der organbildenden Keimbezirke. Danach muss „einestheils jeder Punkt im Embryonalbezirk der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organtheil entsprechen und anderentheils muss jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage haben. Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen; ja wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen."

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, in welchem schroffen Gegensatz das Princip der organbildenden Keimbezirke zu der oben vorgetragenen Vererbungstheorie steht. Dasselbe bietet — was ihm von vornherein vorgeworfen werden muss — für die Wirksamkeit der väterlichen Anlage auf die Formbildung des Embryo keinen Raum; es müsste schon lediglich aus diesem Grunde fallen gelassen werden. Aber hiervon abgesehen, lässt es sich auch auf Grund verschiedener, experimenteller Thatsachen, welche, wie Pflüger sich ausgedrückt hat, eine Isotropie des Eies beweisen, direct widerlegen.

Unter Isotropie des Eies versteht Pflüger (VII. 00) die Erscheinung, dass der Inhalt des Eies nicht in der Weise gesetzmässig angeordnet ist, dass sich auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückführen lassen. Er schliesst dies aus Versuchen an Froscheiern. Da dieselben aus einer animalen, schwarz pigmentirten und aus einer vegetativen, specifisch schwereren, helleren Kugelhälfte bestehen, so nehmen sie im Wasser gleich nach der Befruchtung eine genau bestimmte Gleichgewichtslage derart an, dass sie die schwarze Seite stets nach oben kehren, wobei die Eiaxe, die Verbindung des animalen mit dem vegetativen Pol, vertical steht. Der Experimentator kann nun eben befruchtete Eier in Zwangslage bringen, d. h. sie verhindern, dass sie sich in der Dotterhaut, ihrer Schwere folgend, drehen, indem Reibungen an der Dotterhaut ihrer Drehung entgegenwirken. Er kann z. B. dem Ei eine solche Zwangslage geben, dass die Eiaxe, anstatt sich vertical einzustellen, in eine horizontale Richtung zu liegen kommt. Wenn jetzt die erste Theilung beginnt, so bildet sich die erste Theilebene trotz der veränderten Lage des Eies doch wieder in verticaler Richtung aus, denn ihre Stellung hängt, wie auf Seite 176 gezeigt wurde, von der Lage der Kernspindel ab. Der Kern aber und die specifisch leichteren Inhaltstheile erfahren bei der Zwangslage des Eies Umlagerungen, die von Born (IX. 37) genauer beschrieben worden sind und die eine verticale Stellung der ersten Theilebene zur Folge haben. Letztere kann hierbei mit der horizontal gelegenen Eiaxe bald diesen, bald jenen Winkel beschreiben. Z. B. sah Pflüger öfters, dass die erste Theilungsebene das Ei in eine schwarze und in eine weisse Hemisphäre sonderte. Hier besteht also ganz offenbar jede Halbkugel aus anderen Substanztheilchen als bei

der normalen Entwicklung. Trotzdem geht aus dem Ei ein normaler Embryo hervor und lässt sogar zur Zeit, wo Chorda und Rückenmark schon entstanden sind, noch erkennen, dass seine eine Körperhälfte dunkler als die entgegengesetzte gefärbt ist. Je nach der einen oder anderen Stellung der ersten Furchungsebene müssen sich die einzelnen Organe immer aus verschiedenen Inhaltsportionen des Eies aufbauen.

Weitere Beweise für die Isotropie des Eies liefern die Experimente von Richard Hertwig und mir (VI. 38), von Boveri (IX. 4), von Driesch (IX 7) und von Chabry (IX. 5).

Richard Hertwig und ich fanden, dass sich Seeigel-Eier durch heftiges Schütteln in kleinere Stücke zerlegen lassen, die sich kuglig abrunden und durch Samen befruchtet werden können. Aus derartigen kleinen, befruchteten Stücken konnten von Boveri einzelne Zwerglarven gezüchtet werden.

Driesch hat bei normal entwickelten, zweigetheilten Seeigeleiern durch Schütteln die zwei ersten Furchungskugeln voneinander getrennt und durch Isolirung derselben festgestellt, dass aus jeder Hälfte sich eine normal gestaltete, nur etwas kleinere Blastula und Gastrula und in einzelnen Fällen selbst ein Pluteus entwickelt.

Ein entsprechendes Ergebniss hat Chabry gewonnen. Er hat entweder bei zweigetheilten Ascidieneiern die eine Theilhälfte oder auf dem Viertheilungsstadium eine der vier Zellen durch Anstechen zerstört. In vielen Fällen gelang es ihm, aus so verstümmelten Eiern vollständige normale Larven zu züchten, die nur zuweilen untergeordnete Organe wie einen Otolithen oder eine Haftpapille vermissen liessen.

Aus allen diesen Experimenten wird der fundamentale Satz bewiesen, dass der Zellkern in einen beliebigen Bruchtheil des Eidotters eingeschlossen noch einen vollständigen Organismus hervorzubringen im Stande ist. Die Isotropie des Eies widerlegt das Princip der organbildenden Keimbezirke. Sie ist zugleich ein weiterer Beweis für die Ansicht, dass das Idioplasma nicht im Protoplasma, sondern im Kern zu suchen ist. Zugleich gestattet sie uns, einige Schlüsse über den Aufbau des Protoplasma und der Kernsubstanz zu ziehen.

Das Protoplasma muss aus mehr gleichartigen, locker untereinander verbundenen Theilchen oder Micellen bestehen. Denn erstens genügen Bruchstücke einer Zelle, wenn sie den Kern noch besitzen, um eine normale Entwicklung durchzumachen (siehe die Experimente auf Seite 264). Zweitens kann die erste Theilebene durch äussere Eingriffe veranlasst werden, in den verschiedensten Richtungen den Eiinhalt zu halbiren, ohne dass dadurch das Entwicklungsproduct irgend eine Abweichung von der Norm erführe. Drittens können an Froscheiern, die in Zwangslage gehalten sind, unter dem Einfluss der Schwere beträchtliche Umlagerungen der Eisubstanzen hervorgerufen werden, ohne die Entwicklung zu stören. Viertens können wir auf einen lockern Micellarverband aus der Erscheinung der Protoplasmaströmung schliessen, bei welcher ja nothwendiger Weise die Micellengruppen sich in den verschiedensten Richtungen und scheinbar regellos an einander vorbeischieben müssen. Auf eine stabilere Anordnung der Kernsubstanz dagegen weist die Complicirtheit der ganzen Kernsegmentirung hin.

Einen gleichen Unterschied hat Nägeli für sein hypothetisches Ernährungsplasma und sein Idioplasma angenommen. „Wenn die Anordnung

der Micellen," heisst es bei ihm (p. 27, 41), „die specifischen Eigenschaften des Idioplasmas begründet, so muss das letztere eine ziemlich feste Substanz darstellen, in welcher die Micellen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren, und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micellen die bestimmte Anordnung zu sichern vermag. Das gewöhnliche Plasma dagegen ist ein Gemenge von flüssigem und festem Plasma, wobei die beiden Modificationen leicht ineinander übergehen und die Micellen oder Micellverbände der unlöslichen Modification, wie dies für das strömende Plasma nicht anders angenommen werden kann, sich mit grosser Leichtigkeit gegenseitig verschieben." Nägeli bezeichnet es daher als „eine kaum von der Hand zu weisende Annahme, dass das Idioplasma durch den ganzen Organismus als zusammenhängendes Netz ausgespannt sei."

IV. Die Entfaltung der Anlagen.

Wenn wir eine besondere Anlagesubstanz oder Idioplasma in der Zelle unterscheiden, so bleibt zu untersuchen, in welcher Weise die einzelnen Idioblasten wirksam werden und durch ihre Entfaltung die specifischen Eigenschaften oder den Charakter einer Zelle bestimmen.

Man hat sich vorgestellt, dass das Idioplasma während des Entwicklungsprocesses des Eies durch den Kerntheilungsprocess qualitativ ungleich getheilt würde, so dass ein Theil der Zellen diese, ein anderer Theil wieder jene Eigenschaften, die sich dann später in ihnen entfalten würden, überliefert bekäme. Nach dieser Anschauung würde die wesentliche Form der Entwicklung darin bestehen, den gesammten Anlagecomplex, welchen das Idioplasma des befruchteten Eies repräsentirt, nach und nach in seine einzelnen Anlagen zu zerlegen und dieselben örtlich und zeitlich verschieden auszutheilen. Nur die Zellen, welche zur Wiedererzeugung des Organismus dienen, sollen eine Ausnahme machen und beim Entwicklungsprocess den gesammten Anlagecomplex wieder empfangen. Es wird also eine doppelte Vertheilungsweise des Idioplasma angenommen, eine gleichartige durch Wachsthum und Halbirung und eine ungleichartige durch Zerlegung in verschiedenartige Componenten.

Wie ein solcher Vorgang sich in Wirklichkeit in einem concreten Fall vollziehen soll, ist nicht leicht vorzustellen. Auch setzt sich diese Annahme in Widerspruch mit den schon früher angeführten Thatsachen der Zeugung und Regeneration, mit der Thatsache, dass bei Pflanzen und niederen Thieren fast jeder Zellenhaufen das Ganze wieder erzeugen kann, und mit der Thatsache, dass Zellen ihre Function verändern können, wie das Studium der Regeneration lehrt.

So erscheint denn die von mir (IX. 10—13) mehrfach verfochtene Ansicht, die auch von Nägeli, de Vries etc. getheilt wird, in grösserem Rechte, dass im Allgemeinen jede Zelle eines Organismus den ganzen Anlagecomplex von der Eizelle empfängt und ihre besondere Natur nur dadurch bestimmt wird, dass je nach den Bedingungen aus dem Anlagecomplex einzelne Anlagen oder Idioblasten in Wirksamkeit treten, während die anderen latent bleiben.

In welcher Weise aber können einzelne Idioblasten activ werden und die Natur einer Zelle bestimmen? Zwei Hypothesen bieten sich uns

hier dar, eine dynamische und eine materielle, die eine von Nägeli (IX. 20), die andere von de Vries (IX. 30) entwickelt.

Nägeli lässt, um die specifische Wirksamkeit des Idioplasma in der Zelle zu erklären, „jeweilen eine bestimmte Micellgruppe oder einen Complex von solchen Gruppen thätig werden," das heisst „in bestimmte Spannungs- und Bewegungszustände gerathen," und er lässt „diese locale Erregung durch dynamische Einwirkung und durch Uebertragung eigenthümlicher Schwingungszustände bis auf eine mikroskopisch sehr geringe Entfernung die chemischen und plastischen Processe beherrschen." „Es erzeugt weicheres Ernährungsplasma oft in tausendfacher Menge, und mit Hilfe desselben bewirkt es die Bildung von nicht albuminartigem Baumaterial, von leimgebenden, elastischen, hornartigen, celluloseartigen Substanzen u. s. w., und es giebt diesem Baumaterial die gewünschte plastische Gestalt." „Welche Micellgruppe des Idioplasma während der Ontogenese in Erregung gerathe, hängt von der Configuration desselben, von den vorausgegangenen Erregungen und von der Stelle im individuellen Organismus ab, an welcher sich das Idioplasma befindet."

Anstatt der dynamischen Hypothese nimmt de Vries (IX. 30) eine Beeinflussung des Zellcharakters auf materiellem Wege an. Er denkt sich, dass in der Anlagesubstanz, während die meisten Idioblasten oder „Pangene" (de Vries) inactiv bleiben, einige in Wirksamkeit treten, wachsen und sich vermehren. Dabei wandert ein Theil von ihnen aus dem Kern in das Protoplasma aus, um hier ihr Wachsthum und ihre Vermehrung in einer der Function entsprechenden Weise fortzusetzen. Das Verlassen des Kerns kann aber stets nur der Art geschehen, dass alle Arten von Idioblasten in ihm vertreten bleiben.

Die Hypothese von de Vries scheint mir zur Zeit die einfachere Erklärung zu sein und sich manchen Erscheinungen besser anzupassen. So sind z. B., wie früher beschrieben wurde, in der Pflanzenzelle besondere Stärkebildner, Chromatophoren und Chlorophyllkörner vorhanden, Träger einer specifischen Function, die selbständig wachsen und sich vermehren und sich bei jeder Zelltheilung von einer auf die andere Zelle vererben. De Vries nennt dies „Erblichkeit ausserhalb der Zellkerne." Nach seiner Hypothese würden es activ gewordene Idioblasten sein, die sich im Protoplasma vermehrt und zu grösseren Einheiten verbunden haben, während sie ausserdem noch im Kern, in der Anlagesubstanz, inactiv vertreten sind. Dasselbe würde für die Centralkörperchen gelten, wenn sie sich nicht schon an sich als zum Kern gehörig erweisen sollten.

Durch die Hypothese der „intracellularen Pangenesis" wird der scharfe Gegensatz, der anscheinend durch die Erblichkeitstheorie zwischen Kernsubstanz und Protoplasma geschaffen worden ist, vermittelt, ohne dabei den Grundcharakter der Theorie aufzuheben; es wird ferner der Weg gezeigt, wie eine Zelle die Gesammtheit der Eigenschaften des ganzen zusammengesetzten Organismus latent enthalten und dabei doch specifisch functioniren kann.

Die Ueberlieferung eines Charakters und seine Entwicklung sind, wie de Vries mit Recht hervorhebt, verschiedene Vermögen. Die Ueberlieferung ist die Function des Kernes, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasma. Im Kerne sind alle Arten von Idioblasten des betreffenden Individuums vertreten; — daher ist er das Vererbungsorgan

kat-exogen; — das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im Wesentlichen nur die Idioblasten, welche in ihr zur Thätigkeit gelangen sollen und in einer entsprechenden Weise ausserordentlich vermehrt sein können.

Wir haben daher zwei Arten der Vermehrung der Idioblasten zu unterscheiden, eine auf die Gesammtheit sich erstreckende, die zur Kerntheilung und zur gleichmässigen Vertheilung auf die beiden Tochterzellen führt, und eine gewissermassen functionelle Vermehrung, welche nur die in Action tretenden Idioblasten betrifft, auch mit stofflichen Veränderungen derselben verbunden sein wird und sich besonders ausserhalb des Kerns im Protoplasma abspielt.

Auf diesem Wege werden wir auch dazu geführt, eine Zusammensetzung des Protoplasma aus kleineren Elementareinheiten anzunehmen, wie sie in der letzten Zeit mehrere Forscher, von anderen Voraussetzungen ausgehend, gelehrt haben, Altmann (II. 1) in seiner Theorie der Bioblasten und Wiesner (IX. 35) in seinem kürzlich erschienenen Buch: „Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz."

Wie der Kern, ist auch das Protoplasma aus zahlreichen, kleinen, durch ihre chemische Zusammensetzung unterschiedenen Stofftheilchen aufgebaut, welche das Vermögen besitzen, Stoff zu assimiliren, zu wachsen und sich durch Selbsttheilung zu vermehren. (Omne granulum e granulo, wie sich Altmann ausdrückt.) Stoff zum Wachsthum ist ihnen in der Flüssigkeit geboten, von welcher Kern und Protoplasma reichlich durchtränkt sind und in welcher sich plastische Stoffe der verschiedensten Art (Eiweissstoffe, Fette, Kohlenhydrate, Salze) gelöst vorfinden.

Zum Unterschied von den Idioblasten des Kerns wollen wir die Elementareinheiten des Protoplasma als Plasome bezeichnen, einen Namen, den Wiesner für sie vorgeschlagen hat.

Wie von den Idioblasten des Kerns die Plasome (gleichsam activ gewordene Idioblasten) nach der Theorie der „intracellularen Pangenesis" abstammen würden, so könnten die Plasome wieder den Ausgangspunkt für die organischen Plasmaproducte bilden, indem sie je nach ihrer specifischen Natur diese oder jene anderen Stoffe an sich binden; es könnten z. B. gewisse Arten von Plasomen durch Verbindung mit Kohlenhydraten die Cellulosehaut oder durch Verbindung mit Stärke die Amylumkörner erzeugen; sie könnten demnach als Zellhautbildner und Stärkebildner bezeichnet werden.

So lassen sich die verschiedensten Vorgänge im Zellenleben von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus als Lebensprocesse kleinster, organisirter, sich selbständig vermehrender, verschiedenartiger Stofftheilchen erfassen, die im Kern, im Protoplasma und im organisirten Plasmaproduct in verschiedenen Phasen ihrer Lebensthätigkeit vertreten sind.

Wiesner hat seine hiermit übereinstimmende Auffassung in den Sätzen zusammengefasst: „Es ist eine durch den Entwicklungsgang der neuen Forschung uns förmlich aufgenöthigte Annahme, dass das Protoplasma noch andere theilungsfähige, organisirte Individualitäten birgt, ja dass es ganz und gar aus solchen lebenden Theilungskörpern bestehe."

Durch ihre Theilung „wird das Wachsthum vermittelt" und, „an sie sind alle Vorgänge des Lebens innerhalb des Organismus geknüpft." „Sie sind also als die wahren Elementarorgane des Lebens zu betrachten."

Literatur. IX.

1) **R. S. Bergh.** *Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zoolog. Anzeiger. 1892.*
2) **Blumenbach.** *Ueber den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäft. 1781.*
3) **Bonnet.** *Considérations sur les corps organisés. Amsterdam 1762.*
4) **Boveri.** *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1889.*
5) **Chabry.** *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journal de l'anat. et de la phys. 1887.*
6) **Darwin.** *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Bd. II.*
7) **Driesch.** *Entwicklungsmechanische Studien. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LIII. Leipzig 1891.*
8) **Haeckel.** *Generelle Morphologie.*
Derselbe. Die Perigenesis der Plastidule.
9) **V. Hensen.** *Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. XIV. 1885.*
10) **Oscar Hertwig.** *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.*
11) *Derselbe. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Archiv f. wissenschaftl. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.*
12) *Derselbe. Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.*
13) *Derselbe. Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen. 1892.*
14) **W. His.** *Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Archiv f. Anthropologie. Bd. IV u. V. 1871, 1872.*
15) *Derselbe. Unsere Körperform u. das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. 1874.*
16) **Kölliker.** *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLII.*
Derselbe. Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Continuität des Keimplasmas. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.
17) **Loeb.** *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Organbildung u. Wachsthum. 1892.*
18) **Johannes Müller.** *Handbuch der Physiologie des Menschen.*
19) **Joseph Müller.** *Ueber Gamophagie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung u. Vererbung. Stuttgart 1892.*
20) **Nägeli.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.*
21) **Nussbaum.** *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII.*
Derselbe. Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Befruchtung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIII.
22) **Pflüger.** *Loc. citat. Cap. VII.*
23) **Roux.** *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo im Froschei. Zeitschrift f. Biologie. Bd. 21. 1885.*
24) *Derselbe. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virchow's Archiv. Bd. CXIV. 1888.*
25) **Sachs.** *Ueber Stoff und Form von Pflanzenorganen. Arbeiten des botan. Instituts. Würzburg. Bd. II u. III.*
26) **Spencer.** *Die Principien der Biologie. Uebersetzt von Vetter. 1876.*
27) **Strasburger.** *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.*
28) *Derselbe. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.*

29) **Vöchting.** *Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.*
30) **Hugo de Vries.** *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*
31) **Weismann.** *Ueber Vererbung. 1883.*
Derselbe. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. 1885.
32) *Derselbe. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. 1886.*
33) *Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887.*
34) *Derselbe. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*
35) **Wiesner.** *Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. 1892.*
36) **Caspar Friedr. Wolff.** *Theorie von der Generation. 1764.*
37) **Born.** *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 24.*

Register.

Abortiveier 192.
Acetabularia 245.
Achromatische Kernfigur 146.
Actinosphärium 30.
Aepfelsäure als Lockmittel für Samenfäden der Farne 97.
Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse 276.
— der Kernsubstanz bei der Befruchtung 219.
Aethalium septicum 16. 81. 91. 94. 95.
Affinität, sexuelle 240. Beeinflussung derselben durch Eingriffe 250.
Ahnenplasmatheorie 281.
Algen 4. 7. 29.
Alveolarschicht 19.
Amitose 166.
Amöbe. Bau 24. Bewegung derselben 56.
— Reizung 87. 91.
Amphiaster 156.
Amphipyrenin 37.
Amyloplasten 130. 133.
Anästhetica 92.
— Wirkung auf Mimosa, auf Eier und Samenfäden 93.
Analyse der Eiterkörperchen 17.
Anilinfarben. Aufnahme in die lebende Zelle. 111.
Animalculisten 270.
Anlage eines Organismus 267. 271. 274.
— Entfaltung der Anlagen 286.
Antheridien. Ablenkung 241.
Anticline Theilebene 177.
Aphiden 237.
Apogamie 236. 240.
Apposition 133. 137.
Archoplasma 153.
Aroideen. Erwärmung der Blüthenkolben 107.
Ascaris megalocephala. Kerntheilung 152.
— Reductionstheilung der Samenzellen 189.
— Reductionstheilung der Eizellen 191.
— Corps résiduels 198.
— Befruchtung 209.
Aschenanalysen von Fucusarten 111.
Ascidien. Kernvermehrung an jungen Eizellen 171.
Asparagin. Reizmittel für Bacterium termo und Spirillum 98.
Asplenium. Apogamie desselben 240.
Assimilation 108.
Athmung der Zelle 105.
— intramoleculare 107.
Attractionscentren 197.
Attractionssphäre 146. 153.
Aureola (Fol) 207.

Bacterien als Reagenz auf Sauerstoff 95. 99.
— anaërobe 105.
Bacterienfalle 98.
Basidiobolus ranarum. Einfluss der Ernährung auf Bildung der Geschlechtszellen 236.
Bastarde 250.
Bastardbefruchtung 248.
Becherzelle 31.
Befruchtungsbedürftigkeit 233.
Befruchtungserscheinungen 161.
Befruchtungsprocess 202.
Befruchtung 202.
Befruchtung des Echinodermeneies 206.
— von Ascaris meg. 209.
— von Phanerogamen (Lilium Martagon) 210.
— der Infusorien 212.
— der Vorticellen 217.
— der Noctilucen 223.
— der Desmidiaceen 223.
— der Zygnemaceen 225.
— von Spirogyra 225.
— von Monjeotia 225.
— von Botrydium 228.
— von Phaeosporeen 229.
— der Algen 228.
— isogame, oogame 228.
— der Cutleriaceen 229.
— der Fucaceen 229.
— der Volvocineen 230.
— von kernlosen Protoplasmastücken 240.
Bewegungserscheinungen des Protoplasma s. Protoplasmabewegung.
Bewegungserscheinungen von Oelgemischen 61—63.

Bewegungserscheinungen der Geisel und Flimmerzellen 64.
— der contractilen Vacuolen 69.
— in Folge von Zug 72.
— bei Erwärmung 78.
— bei Lichtreiz 81.
Bienen 236.
Bildungstrieb 270.
Binnenbläschen von Thalassicolla 170.
Bioblasten von Altmann 22.
Blattgrün 131.
Botrydium 83. 228.
Brechungslinie bei der Zelltheilung 181.

Carica papaya 123.
Cellularpathologie 3.
Cellulose. Bildung 123.
— Reaction 135.
Centralkörperchen der Zelle 47.
— der Lymphkörperchen 47.
— der Pigmentzelle 48. 146.
bei Ueberfruchtung 196. 219.
im befruchteten Ei der Echinodermen 207
im Ei von Ascaris 210.
— der Radiolarien 171.
der Phanerogamen 211.
(männliches, weibliches) 207. 212.
Centralspindel 162.
Centrolecithal 187.
Centrosoma 47. 146.
Characeen. Rotation 59.
— Kern 169.
— Parthenogenese 237.
Chemie des Stoffumsatzes 119.
Chemische Reize 91.
— bei der Kerntheilung 194.
Chemotaxis 94.
Chemotropismus 76.
— von Aethalium 94.
— Bacterien und Infusorien 95.
der Samenfaden 97.
der Lymphkörperchen 99.
Chitinhaut 140.
Chloral. Wirkung auf Eier und Samenfäden 93.
— Auf Kerntheilung 194.
Chloroform 93. 94.
Chlorophyll 131.
Chlorophyllkorn 131.
Chlorophyllfunction 108. 120.
gehemmt durch Chloroform 94. 109.
Chlorophyllwanderung bei Lichtreiz 84.
Chorda dorsalis 128.
Chromatin 13. 34.
Chromatische Kernfigur 147.
Chromatophoren 8.
Chromoplasten 130.
Chromosomen 145.
Circulation des Protoplasma 59. 60.
Closterium 224. 282
Colloide Stoffe 49.
Conjugaten. Befruchtung 223.
Conjugationsepidemie der Infusorien 213.
Constanter Strom. Einwirkung auf Rhizopoden 87.
Corps résiduels von Ascaris 198.
Corydalis cava 246.
Cuticula. Cuticulargebilde 139.
Cutleriaceen. Befruchtung 229. 235.
— Sexuelle Affinität 241.
Cytoblast 143.
Cytoblastem 7. 143.

Daphnoiden. Parthenogenese 237.
Dauereier 237.
Dauerstoffe der Zelle 24.
Degeneration des Kerns, der Infusorien 213. 246. 234. 235.
Desmidiaceen 223.
Deutoplasma 23.
Diapedesis 99.
Diastase 122.
Dotter 128. 129.
Dotterhaut 206.
Dotterkerne 187.
Drosera 123.

Echinodermen. Eitheilung 155.
Eikern 161.
Einschachtelungstheorie 270.
Eiweiss, circulirendes 27.
Eiweisskörper peptonisirt 122.
Eiweissbildung 120.
Eiweisskrystalle 122. 129.
Eiweissmolecül 16.
Ektocarpus 236.
Electrische Reize 86.
Elementartheil. Elementareinheit 3. 4. 22. 272 288.
Elementarorganismus 9. 22.
Embryosack der Phanerogamen 188. 210.
Empfängnissfleck (bei Algen) 229.
Empfängnisshügel des Eies 206. 243.
Energie, potentielle und kinetische 103.
Entwicklungstheorieen 268.
Epigenese 269.
Epistylis. Befruchtung 217.
Erbmasse 271.
— Aequivalenz derselben 276.
— Vertheilung derselben auf die Zellen 277.
— Verhütung der Summirung 280.
— Theilbarkeit derselben 282.
— Mischbarkeit 283.
Ersatztheorie 220.
Eudorina 203. Befruchtung 230.
Euglena viridis (Lichtreiz) 82.
Evolutionstheorieen 269. 271.

Fädchensubstanz 21. 27.
Faltenkranz des Froscheies 157.
Farbkörner der Pflanzenzelle 132.
Farbstoffe. Aufnahme in die lebende Zelle 111.
Fermente 104. 22.
Fermentwirkung 122
Fett 123. 128.
Filartheorie von Flemming 21.
Fleischfressende Pflanzen 123.

Flimmern. Flimmerbewegung 64. Entstehung der Flimmern 64. 68.
Formative Thätigkeit der Zelle 118.
Fortpflanzung der Zelle 143.
Fragmentirung des Kerns 166.
Fritillaria imperialis. Kerntheilung im Embryosack 158.
— — der Pollenzellen 159.
Fucaceen. Befruchtung 229.
Furchungskern 208.
Furchungsprocess des Eies 180—187.

Galvanotropismus 76. 88.
Gametangien 228.
Gameten 228. 234.
Gaskammer 92.
Gefässe der Pflanzen 4.
Geisseln 64.
Gemmulae (Darwins) 272.
Generationswechsel 204.
Geotropismus 76.
Gerüsttheorie des Protoplasma 18.
Geschichte der Zellentheorie 3. 4.
— der Protoplasmatheorie 7.
Geschlechtsdifferenzen 221. 223.
Geschlechtsdimorphismus der Vorticellen 217.
Geschlechtskern der Infusorien 212.
Geschlechtslosigkeit 234.
Geschlechtssporen 228.
Geschlechtsreife 234. 235.
Glitschbewegung 58.
Glycogen 122. 128.
Granula 21. 22. 38.
Granulatheorie von Altmann 21.
Gromia oviformis 26. Bewegung 57.
Grundformen der geschlechtlichen Zeugung 223.
Guaninkrystalle 129.

Halbkern 220.
Hantelfigur bei der Eitheilung 156.
Hauptkern der Infusorien 212. 215.
Hauptspindel der Infusorien 215.
Hautplasma 13.
Hautschicht der Zelle 13.
— des Eies von Rana 14.
— ihre Rolle bei der Osmose 113.
Heliotropismus 76.
Hermaphroditismus des Kerns 220.
Hyaloplasma 13.
Hydrocharis 57.
Hydrodiktyon, Experimente 235.
Hydrotropismus 96.

Idioblasten 272.
— Grösse und Zahl derselben 274.
— Anordnung 275.
Idioplasma 271. 275.
Incrustation der Zellhaut 136.
Infusorien. Befruchtungsbedürftigkeit 234.
— Befruchtung 212.
— Galvanotropismus derselben 88.
Intercellularsubstanz 140.
Interfilarmasse 21.
Intracellulare Pangenesis 287.
Intracellulare Verdauung 116.
Intramoleculare Wärme 103.
Intramoleculare Athmung 107.
Intussusception 137.
Invertin 122.
Inzucht 245.
Irritabilität der Zelle 75.
Isogam 228.
Isotropie des Protoplasma 284.

Kältestarre, Kältetod 79.
Karyokinese 145.
Karyolyse 160.
Keim 18.
Keimbläschen, Keimfleck 42.
Keimflecke von Mollusken 43. 44.
— von Asteracanthion 45.
Keimkern 208.
Kern s. Zellkern.
Kerndegeneration 198.
Kernfärbung 34. 35.
Kerngerüst 40.
Kernlose Elementarorganismen 46.
Kernmembran 37.
Kernsaft 37.
Kernsegmente 145. Spaltung derselben 150. 154.
Kernsegmente. Zahl bei der Reductionstheilung 189.
— bei der Befruchtung 210. 211. 219.
Kernsegmentirung 145. Bedeutung derselben 280.
Kernspindel 146. Entstehung 149. Bau derselben 161. Herkunft 163.
Kernstructur 38—45.
Kerntheilung. Beeinflussung derselben durch Eingriffe 192.
— pathologische 196.
— mehrpolige 196.
Kernsubstanz 32. 34.
Kernzerschnürung 166.
Klümpchentheorie von Arnold und Purkinje 8.
Knorpelzelle 27.
Knospung der Zelle 183.
Körnchenströmung 57.
Körnerplasma 13. 57.
Körperzellen, somatische 203.
Kohlenhydrate 120.
Kohlensäureaufnahme 108.
Kreislauf des Lebens 120.
Kreuzung bei Acetabularia 246.
— bei Infusorien 246.
— bei Pflanzen 248.
— bei Echinodermen 249.
— bei Amphibien 250.
— Nutzen derselben 254.
Krystalloide Stoffe 49.

Latente Eigenschaften 267.
Lebenseigenschaften der Zelle 54.
Lebenseinheiten 3.
Lebenskraft 75.
Lebensprocess 104.

Leukocyten. Chemotropismus derselben 99.
— Aufnahme fester Körper 116. 117.
Leukoplast 130.
Leukophrys patula 202. 234.
Lichtbilder auf Pflanzenblättern 85.
Lichtreize 81.
Lilium Martagon. Befruchtung 210.
Lichtstimmung 83. 84.
Lichtwirkung bei Aethalium, Pelomyxa, Chromatophoren 81. Pigmentzellen 82. Euglena, Schwärmsporen 82.
Linin des Kerns 37.
Literaturübersichten 9. 51. 73. 101. 141. 199. 256. 266. 289.
Lochkerne 168.
Lymphkörperchen. Bau 24.
— — Bewegung derselben 55.
— — Theilung 167.
— — Centralkörperchen 164.
— — Lochkerne 168.

Makrogameten 217.
Makronucleus der Infusorien 212.
Mechanische Reize 90.
Mehrbefruchtung 93.
Membran der Zelle 7.
Merocyten 187. 197.
Mesocarpus (Lichtwirkung) 84.
Micelle 49. 272. 274.
Micellarlösung 50.
Micellartheorie 17. 49.
Mikrogameten 217.
Mikronucleus der Infusorien 212.
Mikroorganismen. Kerne derselben 46.
— ihre Zerstörung durch Phagocyten 117.
— ihre Stoffwechselproducte 100.
Mikrosomen 13. 18.
Mimosa pudica 92.
Mitom 21.
Mitose 145.
— pluripolare 196.
Mittelstück des Samenfadens 39. 47.
Molecularstructur 49.
Monjeotia 226.
Muskelfibrillen 140.
Mycoderma aceti 120.
Myxomycete. Bau 25. Bewegung 56.

Nährlösung, künstliche 120. 235.
Narkose (Protoplasma, Mimose, Eier, Samenfäden) 92. 93.
Nebenkern der Infusorien 212. 215.
Nebenspindel der Infusorien 215.
Nematoden. Kerne in der befruchteten Eizelle 175.
Nervenfibrillen 140.
Nesselkapsel 133.
Netze im Protoplasma 18.
— im Kern 40.
Nisus formativus 270.
Noctilucen. Befruchtung 223.
Nuclein 13. 34. Reactionen 35.
— bei der Theilung 145.
Nucleinkörper 42. 43.
Nucleolen 36. 42. 44.
— Schicksal bei Kerntheilung 165.

Oedogonium 29.
Onychodromus grandis 203. 217. 234.
Oogonium 229. 242.
Oogam 228.
Osmose 112.
Ovisten 270.
Ovocentrum 207. 220.

Pandorina 203. Befruchtung 230.
Pangenesis 272, intracellulare 287.
Paramitom 21.
Paramaecien. Sauerstoff 95. Befruchtung 215.
Paranuclein 36. 206.
Paraplasma 23.
Parthenogenese, parthenogenetisch 204. 236.
Pelomyxa 81.
Pepsin 123.
Pericline Theilebene 177.
Peronosporeen, sexuelle Affinität 242.
Pflanzenanatomie 4.
Phaeosporeen. Befruchtung 229.
Phagocyten 116.
Phagocytose 116.
Phylloxera. Einfluss der Ernährung auf die Zeugung 236.
Physiologische Einheiten (Spencer) 272.
Phytogenesis 5.
Pigmentkörnchen 129.
Plasmaproduct 23. 125.
Plasmodium 57. Lichtreiz 81.
Plasmolyse 114. 264.
Plasome 125. 288.
Plastide 119.
Plastidule 273.
Plastin 16. Reactionen 16.
Podophrya gemmipara. Knospung 185.
Polare Differenzirung der Zelle 172.
Polfeld des Kerns 148.
Pollenkorn, Pollenschlauch 210.
Polkörperchen der Zelle 47. 146.
— Theilung desselben 152. 160.
— Entstehung 163.
— Vervielfältigung 195. 197.
Polyspermie 93. 196.
Polzellen 184. 191. 215.
— parthenogenetischer Eier 238. 239.
Präformationstheorie 259.
Primordialschlauch 27.
Pronuclei 220.
Proteinsubstanz 16.
Protoplasma. Erste Anwendung des Namens 7.
— Untersuchung des Protoplasmakörpers 12.
— einer Amöbe 24.
— eines Lymphkörperchens 24.
— der Myxomyceten 25.
— der Rhizopoden 26.
— Doppelbrechung desselben 17.
Entstehung desselben 16.
Wassergehalt 16.
— Alcalescenz 16.

Protoplasma. Einschlüsse 30. 31.
— chemische Zusammensetzung 15.
Protoplasmabegriff 12.
Protoplasmabewegung 55—64.
— — der Lymphkörperchen 55.
— — der Amöben 56.
— — der Myxomyceten 56.
— — bei Gromia 57.
— — der Pflanzenzellen 59.
— — Erklärungsversuche 61.
Protoplasmastructur 17. 23.
Protoplasmatheorie. Geschichte derselben 7.
Pseudopodien 24. 26. 55. 90.
Pteris cretica, Apogamie derselben 240.
Ptyalin 122.
Pyrenin. Reactionen, Färbbarkeit 36.

Quadrille der Centralkörperchen 208.

Radiolarien. Skelet. Vielkernbildung 170.
Reduction der Kernsegmente 210. 211.
— bei Infusorien 216.
Reductionstheilung 189.
— — bei Cosmarium 225.
Regeneration 278.
Reize des Protoplasma 76.
— thermische 78.
— electrische 86.
— chemische 91.
— mechanische 90.
— durch Belichtung 81.
Reizgewöhnung 77.
Reizleitung 77.
Reizwirkung 76.
Reizursache 76.
Reservestoffe 23. 31. 121.
Rheotropismus der Myxomyceten 56.
Rhizopoden 25. Bewegung 57.
Richtungskörper 184.
Riesenzellen 168. Vielpolige Kernfiguren 197.
Rohrzucker. Reizmittel für Samenfäden der Laubmoose 98.
Rotation 59.
Rotatorien 237.

Saccharomyces, mit Chloroformwasser behandelt 93.
Salamandra maculata. Kerntheilung 147.
Samenfaden. Bau derselben 38.
— von Ascaris 39.
— Bewegung desselben 67.
— Narcose desselben 93. 164.
Samenfaden der Echinodermen 206.
Samenkern 161. 196. 207.
— sich in kernlosen Eistücken theilend 240.
Samenspindel 196.
Sarkode 8. 26.
Sauerstoff. Wirkung auf die Zelle 92. 105.
— Wirkung auf Aethalium 94.
— Wirkung auf Bacterien und Infusorien 95.
Schäume. Structur derselben 19.
Scheinfüsschen 24. 26. 55. 90.
Schleimzelle 31.
Schwärmerbildung 189.
Schwärmspore, ungeschlechtliche, geschlechtliche 227.
— Auskriechen derselben 7. 29.
— Lichtwirkung 82.
Schwerkraft, Einfluss auf Differenzirung der Zelle 173.
Selbstbefruchtung 239. 245.
Sexualcharakter 221.
Sexuelle Affinität 240.
Skelet der Zelle 129.
Sommereier 237.
Spannkraft 103.
Specifische Energie der Zelle 76.
Spermacentrum 207. 220.
Spindel s. Kernspindel.
Spindelaggregate 196. 197.
Spindelfasern. Herkunft derselben 163.
Spirogyra. Befruchtung 226.
Sporangien 189. 228.
Sporen 203.
Stärke in der Pflanze gebildet 108. 120. 131.
Stärkebildner 130. 133.
Stärkekorn 132.
Staphylococcus 99.
Stationärer Kern der Infusorien 216.
Stoffmetamorphose 103.
Stoffwanderung 122.
Stoffwechsel der Zelle 103—125.
Stoffwechselproducte des Protoplasma 16. 17.
— — der Mikroorganismen als Reizmittel für Leukocyten 100.
Stoffwechselproducte der Zelle 104.
Strahlenfiguren im Protoplasma 47. 146.
— — im Ei der Echinodermen 155.
Stylonichia 203. 234.
Suberin 136.
Subitancier 237.

Telolecithal 187.
Temperatur. Einwirkung auf die Zelle 78.
— Optimum. Maximum 78. 80.
Tetraster 196.
Theilung der Zelle s. Zelltheilung.
— der Centralkörperchen 209.
— der Polkörperchen 153. 164.
— der Kerne s. Kernsegmentirung, Kernzerschnürung, Vielkernbildung.
— der Chlorophyllkörner 131.
— der Trophoplasten 130.
— der Idioplasten 273.
— der Plasome 288.
Theilebenen der Zelle. Lage derselben zu einander 177.
— Beeinflussung der Lage durch äussere Eingriffe 284.
Thermische Reize 78. 193.
Tradescantia 60. 78. 86.
Transversale Theilebene 177.
Trianea bogotensis 59.
Triaster 195. 196.
Trophoplast 130.
Tuberculinwirkung 100.
Turgor (Turgescenz) der Pflanzenzelle 114. 126

Ueberfruchtung 196.
Ueberreife der Zeugungsproducte 235.
Ulothrix 83.
Urformen der Zeugung 223.

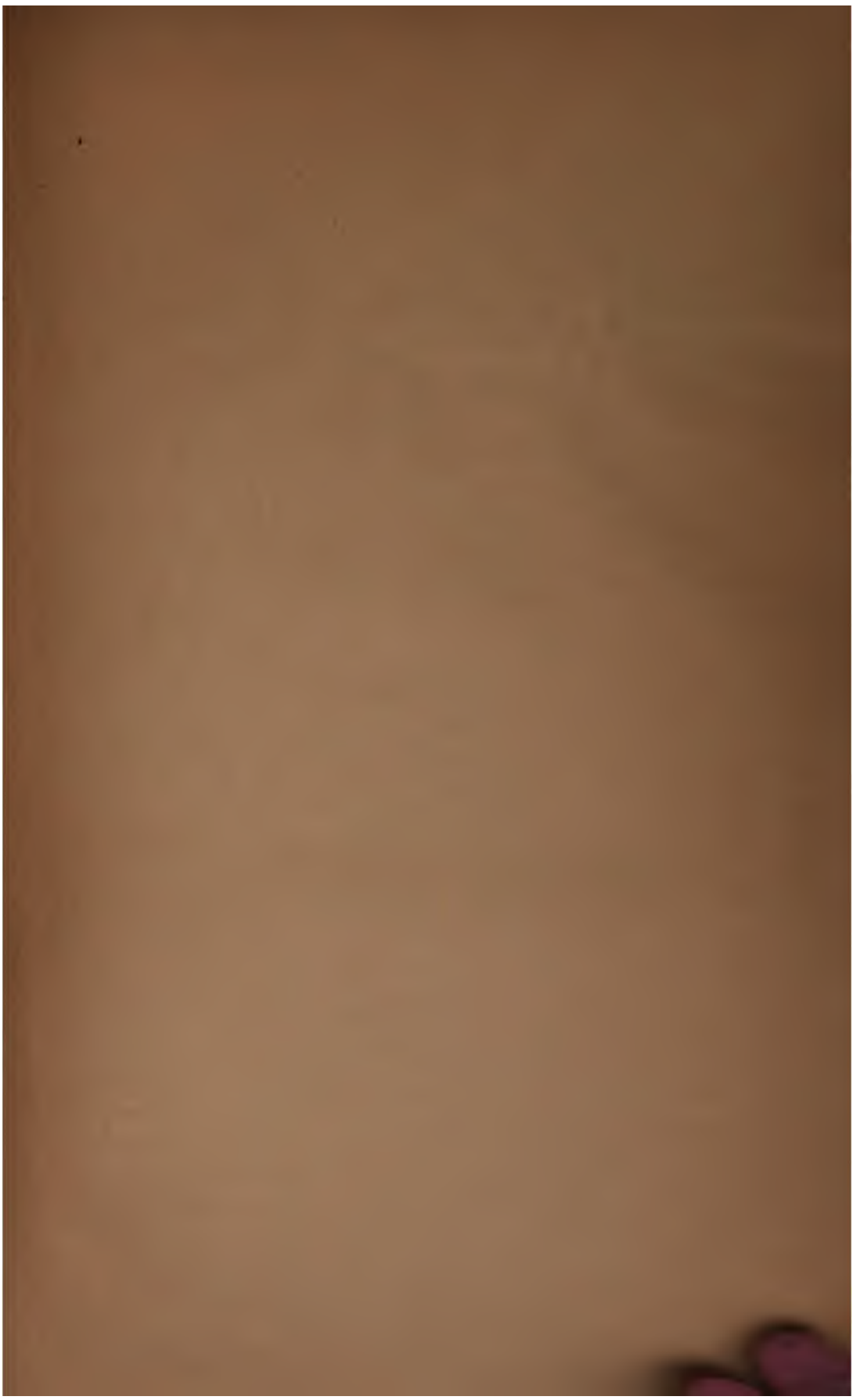
Vacuolen 27. 30. 126.
— contractile 69.
Vallisneria 57.
Vaucheria. Wundheilung 258.
Vegetative Vermehrung 203.
Vegetationskegel. Construction des Zellennetzes in demselben 178.
— — Ansammlung des Protoplasma 258.
Vegetationspunkte Ansammlung des Protoplasma 258. 261.
Verbindungsfäden des Kerns 151. 159.
Verbrauchsstoffe der Zelle 24.
Vererbungstheorieen 267.
Verholzung der Zellhaut 136.
Verkorkung der Zellhaut 136.
Vielkernbildung 170.
Vielzellbildung 187.
Vitalismus 75.
Volvocineen 230.
Volvox globator 231.
Vorticellen 217. 242.

Wabentheorie des Protoplasma von Bütschli 19.
Wärmebildung beim Lebensprocess 106.
Wärmetod. Wärmestarre 78.
Wahlvermögen der Zelle für chemische Stoffe 110.
Wanderkern der Infusorien 216.
Wassernetz. Experimente 235.
Wintereier 237.

Xanthophyll 108.

Zelle 4. Definition von Schleiden und Schwann 6.
— Definition von M. Schultze 8.
Zelle. Definition von Brücke 9.
Zelleinschlüsse 23. 24. 27. 31.
Zellentheorie. Geschichte derselben 4.
Zellhaut 134. Wachsthum derselben 137.
Zellhautbildner 160.
Zellkern. Entdeckung desselben 5. 31.
— Zur Geschichte desselben 32.
— Definition desselben 32.
— Form, Grösse, Zahl 32.
— Gesetze, welche die Lage desselben in der Zelle bestimmen 172. 174. 175.
— Constante Lage in Pflanzenzellen 260.
— in thierischen Zellen 262.
— im Ei von Dytiscus 263.
— in secernirenden Zellen von Nepa 263.
— Einfluss auf die Lebensthätigkeit der Zelle 259. 264.
von Bacterien, Oscillarien etc. 46.
von Samenfaden 38.
— von Cilioflagellaten 40.
— von Salamandra 40.
— von Fritillaria 41.
von Samenmutterzellen von Ascaris 41.
— von Chironomus-larven 41.
— von Spirogyra 42.
— von Eizellen 42.
— als Träger der erblichen Anlagen 275.
Zellplatte 152. 159. 189.
Zellsaft 7. 27. 125.
Zellterritorium 140.
Zelltheilung 180.
— äquale 180.
— inaquale 182.
— partielle 185.
— Beeinflussung durch äussere Eingriffe 192.
Zeugungskreis 202. 238.
Zeugungstheorien 271.
Zoogloea 22.
Zwischenkörperchen des Kerns 152. 160.
Zygnemaceen. Betrachtung 225.
Zygote 224. 226. 228.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.



LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR DR.
PALO ALTO, CA 94...

D581 Hertwig,Oskar.
H575 Die Zelle und die
v.1- Gewebe. 3715
1893

NAME	DATE DUE